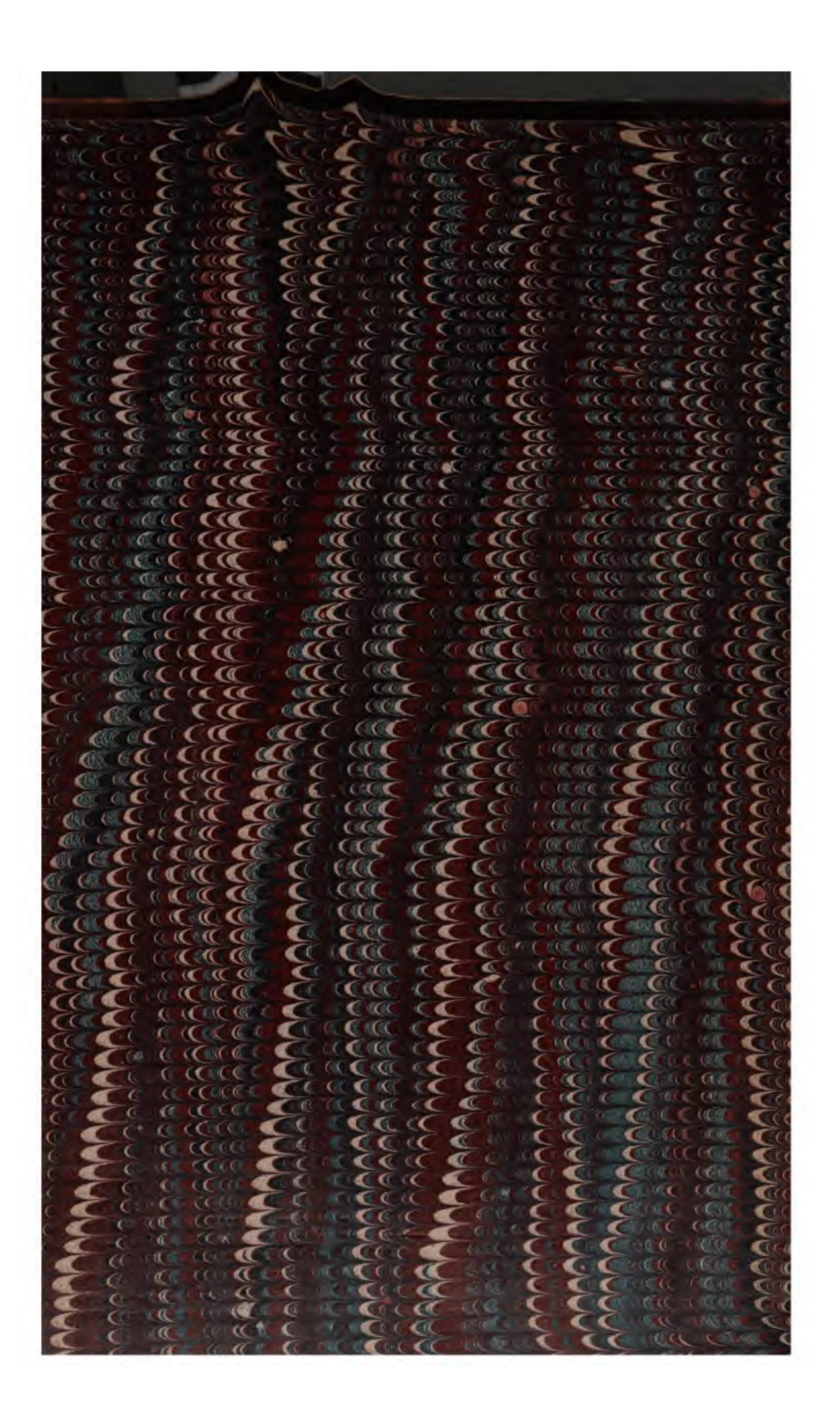
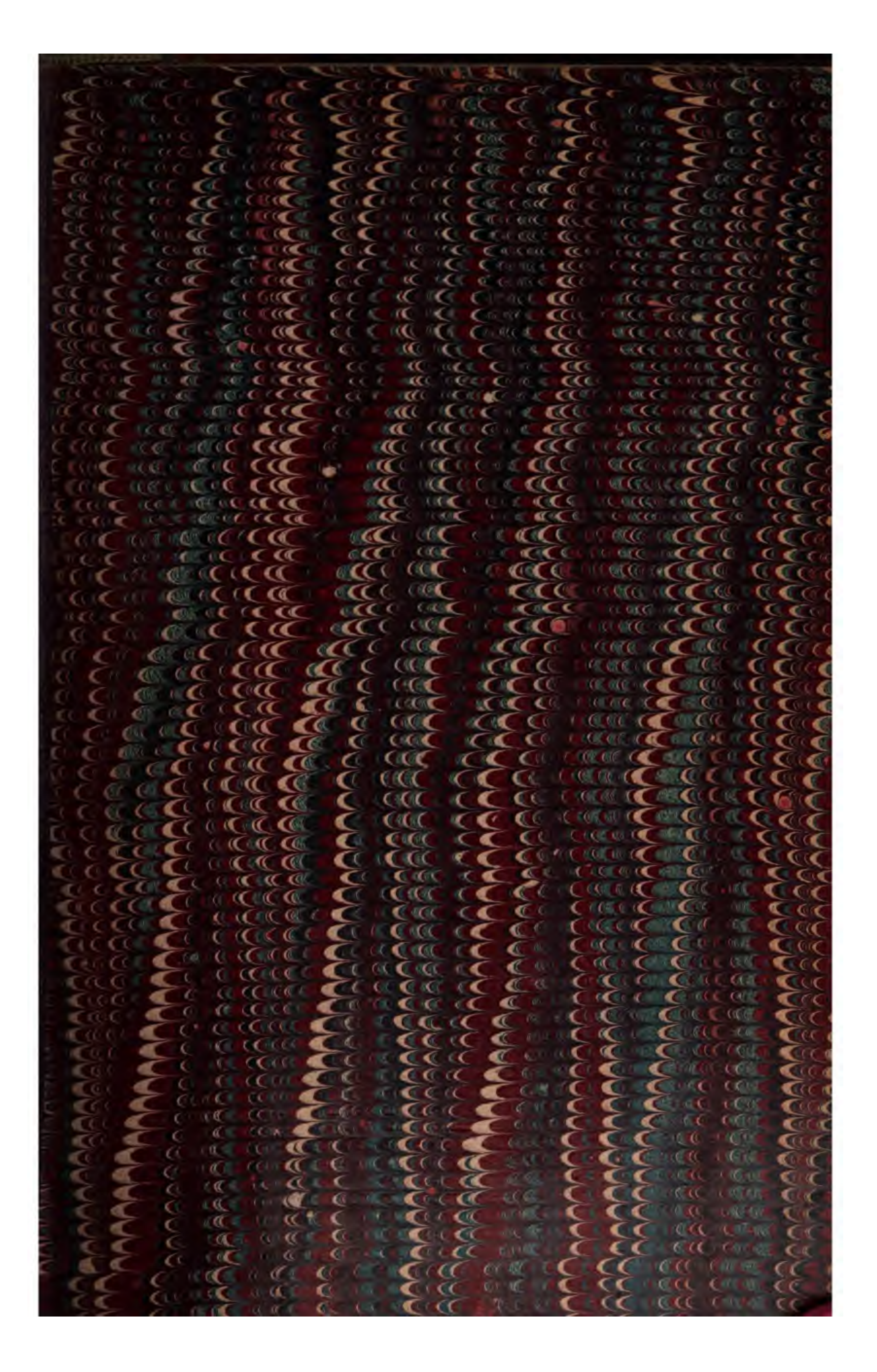

LANE MEDICAL LIBRARY STANFORD
F34 .S82 1883 STOR
Grundriss der Physiologie des Menschen.
24503289048


LANE
MEDICAL
LIBRARY
SEAL OF THE LELAND STANFORD JUNIOR UNIVERSITY
SEMPER VIRENS
1885
The Holsholt
Psychiatric Library




LANE
MEDICAL
SEAL OF THE LELAND STANFORD JUNIOR UNIVERSITY
1885
LIBRARY
The Hoisholt
Psychiatric Library



GRUNDRISS

DER

PHYSIOLOGIE

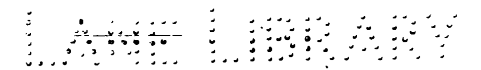
DES MENSCHEN

FÜR

STUDIRENDE UND ÄRZTE.

VON

DR. J. STEINER,
PRIVATDOZENT DER PHYSIOLOGIE IN HEIDELBERG.



ZWEITE, VERBESSERTE AUFLAGE.

MIT ZAHLREICHEN IN DEN TEXT EINGEDRUCKTEN HOLZSCHNITTEN.



LEIPZIG,
VERLAG VON VEIT & COMP.
1883.

Druck von Metzger & Wittig in Leipzig.

Vorwort.

Bei der Abfassung des vorliegenden Grundrisses hat der Verfasser sich die Aufgabe gestellt, die wesentlichen Thatsachen der Physiologie des Menschen im Zusammenhange in elementarer und leicht fasslicher Form darzustellen. Was er dabei zu erreichen wünschte, wäre, diese Disziplin dem Verständnisse des Anfängers näher zu bringen, sowie dem Vorgerückteren eine schnelle und leichte Orientirung bezüglich Rekapitulation zu ermöglichen.

Die vielfach übliche Namensnennung der Autoren ist zum Theil beschränkt worden und der dadurch gewonnene Raum konnte für die unter dem Text angebrachten Litteraturangaben von grundlegenden Arbeiten verwendet werden. Sollte daher hier und da ein Autorenname vermisst werden, so muss der Verfasser um freundliche Nachsicht bitten.

Erlangen, im September 1877.

Der Verfasser.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Ohne den bisherigen Umfang wesentlich auszudehnen, ist die neue Auflage in den verschiedensten Kapiteln ausgiebig umgearbeitet worden, theils um neue Erfahrungen aufzunehmen, theils aber um dem vielseitigen Stoffe eine gleichmässige Behandlung angedeihen zu lassen. Unverändert geblieben ist die Anlage und die Art der Darstellung, welche

sich des Beifalles bei Lehrenden und Lernenden in gleicher Weise zu erfreuen hatte. So hoffe ich dem Buche zu den alten auch neue Freunde gewinnen zu können.

Schliesslich spreche ich allen Denen meinen verbindlichsten Dank aus, welche mich mit Rath und That bei der neuen Auflage unterstützt haben.

Heidelberg, Sommer 1882.

J. Steiner.

Inhalt.

Einleitung.

Die Physiologie im weitesten Sinne ist die Lehre vom Leben. Unter Leben versteht man den Komplex aller derjenigen Erscheinungen, welche den Organismen eigenthümlich sind und die als Lebenserscheinungen derselben angesehen werden. Organismen nennt man die lebenden Wesen, Pflanzen und Thiere, sodass die Physiologie als die Wissenschaft von den Lebenserscheinungen der Pflanzen und Thiere bezeichnet werden kann. Sie zerfällt demnach in die Pflanzenphysiologie, Phytophysiologie, und die Thierphysiologie, Zoophysiologie. Von den verwandten Wissenschaften, der Botanik und Zoologie, unterscheidet sich die Physiologie dadurch, dass sie eine erklärende Naturwissenschaft ist, während jene mehr beschreibende Wissenschaften sind.

Die Physiologie hat demnach die Aufgabe, die Lebenserscheinungen der Organismen zu erklären und auf ihre Gesetze zurückzuführen. Zur Erreichung dieses Zweckes stellt sie, wie alle Naturwissenschaften, Beobachtungen an, die aber bei der grossen Komplizirtheit der Erscheinungen allein nur selten zur Erkenntniss der Lebenserscheinungen führen. Die Physiologie bedient sich in ausgedehntem Maasse des Experimentes, durch welches die zu erforschenden Erscheinungen in beliebiger Weise abgeändert, in ihre Bestandtheile zerlegt und in der Ueberlegung zum Ganzen wieder zusammengesetzt werden können. Diese Versuche werden, da sie in der Regel mit Eingriffen ins thierische Leben verbunden sind, als Vivisektionen bezeichnet. Mit Hülfe von Beobachtung und Experiment bei gleichzeitiger Kenntniss des Baues des Organismus, den uns die Anatomie lehrt, und seiner stofflichen Zusammensetzung, die wir durch die Chemie erfahren, gelangen wir zu der Erkenntniss, dass die Lebenserscheinungen der Organismen das Produkt von bestimmten in letzteren wirksamen Kräften sind, welche, durchaus an die Integrität des Organismus gebunden, verändert werden, wenn dieselbe nicht ge-

wahrt bleibt. Insofern als die „Physik“ schlechthin sich mit dem Studium der Kräfte beschäftigt, welche den anorganischen Körpern eigen sind, kann man die Physiologie, die es mit den in den organischen Körpern wirksamen Kräften zu thun hat, auch als „organische Physik“ bezeichnen.

Auf diese Weise war man zu dem Begriff zweier Arten von Kräften gekommen, deren eine den anorganischen, die andere den organischen Körpern eigenthümlich sein sollte. Die in den Organismen wirksamen Kräfte hatte man als Kräfte sui generis behandelt und von denselben, unter dem Namen der Lebenskraft, die Existenz eines jeden Organismus abhängen lassen. Diese Unterscheidung in zwei von einander verschiedene Arten von Kräften war aber ein für die Erkenntniss der Naturerscheinungen unheilvoller Irrthum, welcher endlich, Dank den Bemühungen von Johannes Müller, J. R. Mayer, Helmholtz, Thomson, Joule, E. du Bois-Reymond u. A., beseitigt worden ist durch die Erkenntniss, dass alle Erscheinungen in der Natur, sowohl in der anorganischen, wie in der organischen, auf ein und dieselben Kräfte zurückzuführen sind, welche bestehen in der Bewegung der denkbar kleinsten Theilchen, der Atome, die einander anziehen, oder sich gegenseitig abstossen. Wenn es bisher in der organischen Physik noch nicht gelungen ist, alle auftretenden Kräfte auf jene einfachsten Bewegungsvorgänge zurückzuführen, so ist der Grund der, dass die Kräfte in der organischen Natur in so verwickelter und zusammengesetzter Form uns entgegentreten, wie es in der anorganischen Natur nicht der Fall ist, so dass nothwendig ihre Erkenntniss solchen Schwierigkeiten unterliegt, die mit den augenblicklichen Hülfsmitteln nicht sofort zu überwinden sind.

Neue Kräfte treten also in der organischen Natur gegenüber der anorganischen nicht auf, nur erscheinen sie in viel verwickelterer Form, ebenso wie die Materie, an welche alle Kräfte gebunden sind und von der getrennt sie nicht gedacht werden können, keine neuen Elementartheile aufzuweisen hat in der organischen Natur gegenüber denen in der anorganischen Natur; in der ersteren erscheinen sie nur in viel mannigfaltigerer Art zum Ganzen zusammengefügt, als in der letzteren.

Den weitgehendsten Beweis für die Richtigkeit dieser Behauptung giebt das Gesetz von der Erhaltung der Kraft. Nachdem Lavoisier (1789) die Konstanz der Materie oder das Gesetz von der Erhaltung der Materie nachgewiesen hatte, welches lehrt, dass die Materie seit Ewigkeit her konstant und unzerstörbar sei und in Ewigkeit bleiben werde, dass die für unsere Wahrnehmung sichtbare Zerstörung nur in einer Ueberführung der Materie in einen anderen Aggregatzustand bestehe, folgte gegen die Mitte dieses Jahrhunderts die Entdeckung des

Gesetzes von der Erhaltung der Kraft durch Julius Robert Mayer[1] und H. Helmholtz.[2] Dasselbe sagt aus, dass die Summe aller der Kräfte, welche in einem Systeme thätig sind, auf das von aussen her keine Einwirkungen stattfinden, immer dieselbe bleibt oder dass in einem solchen Systeme niemals neue Kräfte entstehen oder vorhandene verschwinden können, sondern dass nur eine Umsetzung der Kräfte in eine andere Form stattfinden kann. Da das Weltall als ein solches von aussen unbeeinflusstes System anzusehen ist, so findet auf die Gesammtheit desselben dieses Gesetz ebenfalls seine Anwendung.

Die Formen, unter welchen die Kraft auftreten kann, zerfallen in zwei Kategorien; die eine Form ist die Spannkraft, die andere die lebendige Kraft. Die Spannkräfte sind Kräfte, welche Bewegungsursachen darstellen, ohne selbst Bewegung zu sein; die lebendigen Kräfte sind Kräfte, die selbst Bewegung sind und durch welche wieder Bewegung hervorgerufen wird. Ein einfaches Beispiel wird am besten die Definition erläutern. Ein Rammklotz, der in einer bestimmten Höhe schwebend gehalten wird, stellt, da er jeden Augenblick in Bewegung gerathen kann, eine bestimmte Summe von Spannkraft dar; die Bewegungsursache bildet die Schwere des Rammklotzes oder, was dasselbe heisst, seine Anziehung durch die Erde. Sobald die der Schwere entgegenwirkende Kraft, welche den Klotz auf seiner Höhe erhält, zu wirken aufhört, setzt sich derselbe gegen die Erde hin in Bewegung, schlägt auf den einzurammenden Pfahl und treibt denselben bis zu einer gewissen Tiefe in die Erde ein. Der gegen die Erde bewegte Klotz repräsentirt die lebendige Kraft, denn der Klotz bewegt sich selbst und setzt den Pfahl in Bewegung, dem er einen Theil seiner Bewegung mittheilt. Wird der Rammklotz durch entsprechende Vorrichtungen zu seiner Höhe wieder emporgezogen, so haben wir damit von Neuem eine Spannkraft, die in lebendige Kraft übergehen kann.

Die hier auftretenden Bewegungen müssen indess nicht jedesmal sichtbare Bewegungen, d. h. Massenbewegungen sein, sondern es sind ebenso häufig unsichtbare Bewegungen oder Bewegungen der Atome, d. i. Wärme. Wenn in unserem Beispiel der herunterfallende Rammklotz statt auf den Pfahl einfach auf einen unverletzbaren Felsen aufschlägt, so entsteht keine Bewegung, sondern durch den heftigen Stoss entsteht Wärme. Am häufigsten erscheint die lebendige Kraft in Form von Wärme bei der Entstehung chemischer Verbindungen. Zwei Atome, die in gewisser Entfernung von einander stehen und die durch

[1] J. R. Mayer. Bemerkungen über die Kräfte der unbelebten Natur. Liebig's Annalen, Bd. XLII. 1842.

[2] H. Helmholtz. Ueber die Erhaltung der Kraft etc. Berlin 1847.

ihre chemische Verwandtschaft das Bestreben haben, sich mit einander zu verbinden, repräsentiren eine Spannkraft von bestimmter Grösse. Sobald dieselben gegen einander in Bewegung gerathen, geht die Spannkraft in lebendige Kraft über, die verschwunden zu sein scheint, wenn die Atome sich erreicht haben. In der That ist sie nicht verschwunden, sondern hat sich in Wärme umgesetzt, deren Entstehung bei jeder chemischen Verbindung eine anerkannte Thatsache ist. Umgekehrt ist es bei der chemischen Zersetzung, wenn Atome von einander getrennt werden. Dabei wird Wärme gebunden, wie man sich früher ausdrückte, thatsächlich aber ist Wärme verschwunden und hat sich in Spannkraft umgesetzt.

Um die Kräfte numerisch darstellen zu können, muss ein bestimmtes Kraftmaass vorhanden sein, mit dem ein für alle Mal gemessen werden kann. Dasselbe wird durch eine bestimmte Arbeitsleistung ausgedrückt, nämlich durch die Arbeit, welche erforderlich ist, um 1 Kilogramm 1 Meter hoch zu heben, und die man als Kilogrammmeter bezeichnet, d. h. als das Produkt aus jenen beiden Faktoren. Allgemein ausgedrückt ist das Kraftmaass $= ph$, wenn p das Gewicht und h die Höhe bedeutet, bis zu welcher dasselbe gehoben wird, oder $= mgh$, wenn m die Masse und g die Schwere bedeutet, deren Produkt gleich dem Gewichte p ist. Der Ausdruck mgh repräsentirt eine Summe von Spannkraft, die wir numerisch in die lebendige Kraft zu übertragen haben. Geht die Spannkraft in lebendige Kraft über, indem das Gewicht von seiner Höhe frei herunterfällt, so ist die Kraft, mit der es am Boden ankommt, oder seine Endgeschwindigkeit $v = \sqrt{2gh}$, d. h. gleich der Quadratwurzel aus dem doppelten Produkt der Fallhöhe und der Schwere. Ferner ist $v^2 = 2gh$ und $mv^2 = 2mgh$ oder $mgh = \frac{m}{2} v^2$, also ist die der Spannkraft mgh entsprechende lebendige Kraft $= \frac{m}{2} v^2$. Im Allgemeinen ist die Wirkung, welche ein in Bewegung begriffener Körper auf einen zweiten ausübt, dem er seine Bewegung mittheilt, abhängig von seiner lebendigen Kraft; dieselbe ist demnach, wenn die ganze lebendige Kraft übertragen werden kann, gleich der halben Masse des Körpers multiplizirt mit dem Quadrat seiner Geschwindigkeit. Für die Uebertragung der mechanischen Arbeit in Wärme ist weiterhin ausgerechnet worden, dass eine Wärmeeinheit (Calorie), d. h. diejenige Wärmemenge, welche nöthig ist, um 1 Kilogramm Wasser von 0° auf 1° C. zu erwärmen, gleich ist 424 Kilogrammmetern (Joule).

Trotz dieser Gleichheit, die bezüglich der Materie und Kraft in der anorganischen und organischen Natur vorhanden ist, besteht doch zwischen beiden ein kardinaler Unterschied, der uns über die Natur eines Objektes, ob unorganisch oder organisch, niemals in Zweifel lassen wird. Während

nämlich ein unorganischer Körper mehr oder weniger unabhängig von seiner Umgebung existiren kann, ist das für den organischen Körper unmöglich, vielmehr nimmt derselbe fortwährend aus derselben geeignete Stoffe in sich auf, die er in seine eigne Substanz umwandelt und giebt andere Stoffe an die Umgebung wieder ab. Das Vermögen, diese fremden Substanzen in die seines Leibes umzuwandeln, nennt man das Assimilationsvermögen, und den ganzen Vorgang der Stoffaufnahme, Assimilation und Stoffabgabe nennt man den Stoffwechsel. Der Organismus, der sich in einer Umgebung befindet, welche ihm die Mittel zur Unterhaltung seines Stoffwechsels nicht bietet oder der aus inneren Gründen nicht im Stande ist, seinen Stoffwechsel zu unterhalten, muss untergehen, muss sterben, denn auf dem Stoffwechsel beruht das ganze organische Leben. Für unsere Erkenntniss bildet der Stoffwechsel allein die Grenze zwischen den beiden Reichen; durch ihn vermögen wir zu beurtheilen, wo die unorganische, die todte Natur aufhört und das Reich der Organismen, der lebenden Wesen beginnt. —

Erste Abtheilung.

Allgemeine Physiologie.

Die lebenden Wesen, Pflanzen und Thiere, unterscheiden sich von einander wesentlich nur durch die Art ihres Stoffwechsels, denn Unterschiede, die man ehemals zwischen beiden angenommen hatte, sind nicht überall vorhanden, können also auch kein durchgreifendes Unterscheidungsmerkmal abgeben. Früher hatte man geglaubt, dass allein den Thieren Bewegungserscheinungen zukämen, bis man erkannte, dass auch Pflanzen Bewegungen zeigen, wie der Blattschluss der Mimosa pudica, der Dionaea muscipula und der anderen Insekten fangenden Pflanzen lehrt; ja man lernte sogar Pflanzen kennen, welche Ortsbewegungen ausführen (bewegliche Algensporen). Ebensowenig konnte das Wärmebildungsvermögen der Thiere ein unterscheidendes Merkmal gegen die Pflanzen bleiben, da auch in den Blüthenkolben einiger Pflanzen zu gewissen Zeiten nicht unerhebliche Wärmemengen gebildet werden. Endlich kam man zu der Erkenntniss, dass es die verschiedene Art des Stoffwechsels ist, welche Pflanze und Thier von einander unterscheidet.

Die Pflanze nimmt aus ihrer Umgebung auf: Wasser, Kohlensäure, Ammoniak und Salze; unter den letzteren sind von besonderer Wichtigkeit die stickstoffhaltigen Verbindungen, wie die salpetersauren Salze, die leicht zerfallen und als eines ihrer Zersetzungsprodukte Ammoniak bilden. Diese Substanzen werden assimilirt, also in Bestandtheile des Pflanzenleibes übergeführt, der im Wesentlichen aus Kohlehydraten, Eiweisskörpern, Fetten und ätherischen Oelen besteht. Die Kohlehydrate sind organische Verbindungen, die aus Kohlenstoff, Sauerstoff und Wasserstoff zusammengesetzt sind und die beiden letzteren Elemente gerade in dem Verhältniss enthalten, wie sie mit einander Wasser bilden. Die Eiweisskörper ent-

halten neben Kohlenstoff, Sauerstoff und Wasserstoff noch Stickstoff, sind im Ganzen sehr hoch zusammengesetzt, ihr Molekül ist sehr atomenreich und relativ niedrig oxydirt, sie können also noch viel Sauerstoff aufnehmen. Endlich findet in den grünen Pflanzentheilen (Chlorophyll) ein Gaswechsel statt, der darin besteht, dass unter dem Einfluss der Sonnenstrahlen die aus der Atmosphäre aufgenommene Kohlensäure reduzirt, der Kohlenstoff abgelagert und der Sauerstoff an die Atmosphäre abgegeben wird. Bei Nacht findet der umgekehrte Prozess statt: es nimmt das Blattgrün Sauerstoff auf und giebt dafür Kohlensäure ab.

So werden die Nahrungsmittel der Pflanze, welche niedrig zusammengesetzte, aber hoch oxydirte Verbindungen darstellen, wenn sie zu Pflanzenbestandtheilen assimilirt werden, umgekehrt in hoch zusammengesetzte und niedrig oxydirte Verbindungen übergeführt. Der Stoffwechsel der Pflanze basirt also auf Synthese und ist im Ganzen ein Reduktionsprozess, bei dem lebendige Kraft (der Sonnenstrahlen) in Spannkraft umgewandelt wird.

Die Synthese, durch welche die Pflanze aus unorganischem Material ihren eigenen organischen Leib aufzubauen vermag, sichert derselben einerseits eine Existenz fern von allen organischen Wesen und lehrt andrerseits, dass die ersten Organismen, welche auf der Erdoberfläche sich entwickelt haben, nur Pflanzen gewesen sein können.

Anders verhält es sich mit dem Stoffwechsel der Thiere. Ihre Nahrungsmittel stammen ausschliesslich aus dem Pflanzen- und Thierreich, sind also durchaus hoch zusammengesetzte und niedrig oxydirte Körper, als Eiweisse, Fette und Kohlehydrate, welche nach und nach in einfachere Produkte zerfallen unter allmäligem Eintritt von Sauerstoff. Diese Produkte sind Wasser, Kohlensäure, etwas Ammoniak und eine Reihe stickstoffhaltiger Substanzen (Harnstoff u. a.), die bei weiterer Zersetzung Ammoniak geben, und die alle von Neuem den Pflanzen zur Nahrung dienen können. Der Stoffwechsel der Thiere beruht somit auf Analyse zusammengesetzter Verbindungen und repräsentirt im Wesentlichen einen oxydativen Spaltungsprozess, durch den Spannkraft (die Affinität der Kohlen- und Stickstoffe zum Sauerstoff) in lebendige Kraft (Wärme und Bewegung) verwandelt wird.

Die Pflanze bedarf indess zu ihrer Erhaltung ebenso der Aufnahme von Sauerstoff, wie das Thier: in einer Kohlensäureatmosphäre geht sie bald zu Grunde (Saussure). In der That nimmt sie an ihren nicht grünen Theilen (und bei Nacht auch an diesen) Sauerstoff auf und giebt Kohlensäure ab. Sie besitzt also offenbar ebenfalls die Fähigkeit der Oxydation. Aber dieser Theil ihres Stoffwechsels ist so gering, dass er im Vergleich zu jenem anderen, der mit Reduktion einhergeht, fast verschwindet.

Im Prinzip ist also die Pflanze gleichsam ein Thier, das mit Organen aus-

gestattet ist, in denen Reduktionsprozesse in grossem Maassstabe ausgeführt werden (E. Pflüger).

Der Stoffwechsel, dieser kardinale Prozess, vollzieht sich in jenen morphologischen Elementen, aus denen, wie Schleiden (1837) entdeckt hat, jede Pflanze besteht, und welche Einzelindividuen darstellen, die selbstständig an dem Gesammtstoffwechsel der Pflanze theilnehmen. Dieselben sind als Elementarorganismen bezeichnet worden und wurden Zellen genannt. Eine Zeit lang hatte man in der Zusammensetzung der Pflanzen aus Zellen den Unterschied dieser gegen die Thiere vermuthet, bis Schwann[1] zeigte, dass auch der Thierkörper ursprünglich aus Zellen besteht, die als solche in demselben persistiren oder gewisse Veränderungen erfahren haben, ohne indess ihre frühere Zellennatur gänzlich zu verwischen. Eine solche Zelle wurde dargestellt als ein Bläschen, das überall von einer Membran umgeben ist, einen festweichen Inhalt besitzt, in dem ein kleines Gebilde von wahrscheinlich grösserer Konsistenz liegt, das der Kern der Zelle genannt wird. Diese Beschreibung mag heute noch für die Pflanzenzelle gelten, für die Thierzelle ist sie längst als eine unzureichende aufgegeben worden. Die thierische Zelle stellt ein Klümpchen festweicher organischer Masse dar, das aus Eiweiss, Kohlehydraten, Salzen und Wasser besteht, in dem ein Kern vorhanden ist. Die Attribute einer solchen Zelle sind 1) die Fähigkeit der Assimilirung und des dadurch bedingten Wachsthums, 2) die Möglichkeit der Theilung, durch welche sie sich vermehren und fortpflanzen kann, und 3) eine Bewegungsfähigkeit, die ihr namentlich im Jugendzustande zukommt; es können aus dem Leibe der Zelle Fortsätze wie Fühler herausgestreckt und wieder zurückgezogen werden, mit deren Hülfe die Zellen einerseits Stoffe aus ihrer Umgebung in sich aufnehmen, andrerseits Ortsbewegungen ausführen können. So scheint das Wesen und die Natur der Zelle nicht sowohl in ihrer Form, als vielmehr in dem Material, aus dem sie besteht, gegeben zu sein; man nennt dieses Material das „Protoplasma“ und spricht dann von Zellenprotoplasma.

Beschäftigen wir uns fernerhin ausschliesslich mit dem Thiere (indem wir die analoge Betrachtung für die Pflanzen der Phytophysiologie überlassen, ohne indess damit andeuten zu wollen, dass das Verhalten der Pflanzen schon hier ein anderes werde, als das der Thiere), so haben wir als einen Fortschritt zu verzeichnen die Entdeckung, dass nicht allein jedes Thier im erwachsenen Zustande aus Zellen sich zusammensetzt, sondern noch viel mehr, dass jedes mehrzellige Thier, wie tief oder wie hoch es auch in der Thierreihe steht, z. B. ein Polyp

---

[1] Th. Schwann. Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen. Berlin 1839.

und der Mensch, sich aus einer einzigen Zelle entwickelt hat, welche die Eizelle genannt wird. Da eine jede Zelle, wie wir oben bemerkt haben, ein selbstständiges Individuum darstellt, gewissermaassen ein Individuum erster Ordnung, so kann es nur natürlich erscheinen, dass einige Thiere während ihres ganzen Lebens auf dieser niederen Stufe stehen bleiben und ein einzelliges Thier darstellen. Dahin gehören die Gregarinen, Acineten, Infusorien u. s. w., von denen uns die Amoeben am bekanntesten sind. Man nennt nach E. Häckel diese einzelligen Thiere „Protozoën", im Gegensatz zu der Mehrzahl der übrigen Thiere, welche nicht auf der Form ihrer Eizelle stehen bleiben, sondern sich weiter entwickeln zu höheren Formen, wie Mollusken, Fischen, Säugethieren u. s. w., die in ihrer Gesammtheit nach demselben Autor als „Metazoën" bezeichnet werden.

Angesichts dieser Thatsache, nämlich der Entwicklung der meisten Thiere aus der Eizelle, werden wir zu der Frage geführt, ob die vielen auf der Erdoberfläche vorhandenen Thierarten gesondert, jedesmal aus der entsprechenden Zelle in irgend einer Periode unserer Erde entstanden sind und starr ihre Art seit jener Zeit bis auf uns konservirt haben, oder ob nur eine oder mehrere Arten in jener Zeit gebildet wurden, aus denen sich in irgend einer Weise die grosse Zahl der jetzt vorhandenen Arten nach einander entwickelt hat. Für die letztere Annahme sprechen namentlich folgende Beobachtungen: 1) Die einzelnen Arten sind nicht streng von einander geschieden, sondern man findet zwischen denselben Uebergangsformen von so schwankender Natur, dass ihre Zugehörigkeit zu der einen oder anderen Art oft höchst zweifelhaft ist. 2) Die Thatsache, dass jedes Ei in seiner Entwicklung zum ausgewachsenen Individuum eine Reihe von Formen durchläuft, die mehr oder weniger gleich sind den Formen, welche die tiefer stehenden Arten dauernd darstellen. 3) Die vergleichende Anatomie lehrt, dass innerhalb einer jeden bestimmten systematischen Gruppe eine Fortentwickelung von niederen zu höheren Organisationsstufen vorhanden ist. 4) Die Geologie zeigt, dass jene morphologisch tiefer stehenden Organismen auch der Zeit nach, d. h. in den verschiedenen geologischen Schichten, früher erscheinen, als die auf jene zu beziehenden höher organisirten Formen. Diese Thatsachen finden die natürlichste Erklärung in Lamark's Anschauung, die derselbe in seiner „Philosophie zoologique" (1809) niedergelegt hat, nach welcher die Arten aus einer oder mehreren Stammformen nach einander durch allmälige Entwicklung in Folge einer Umbildung entstanden sind. Die ganze Lehre wird deshalb die „Descendenz- oder Transmutationslehre" genannt.

Die Descendenzlehre hatte wenig Anerkennung gefunden, bis

CHARLES DARWIN[1] 50 Jahre später dieselbe physiologisch begründet und das Zustandekommen jener Umbildung erklärt hat durch seine „Selectionstheorie oder Züchtungslehre", die heute kurzweg die „DARWIN'sche Theorie" genannt wird. Der Inhalt derselben ist folgender: „Im Kampfe um's Dasein, den alle Individuen gegen die umgebende Natur zu kämpfen haben, erwerben einzelne derselben gewisse Fähigkeiten, welche ihnen in diesem Kampfe nützlich sind und ihnen zum Siege verhelfen, sodass sie sich den umgebenden widerstrebenden Verhältnissen anzupassen vermögên. Aber auch nur diese Individuen haben Aussicht, ihre Art fortzupflanzen, da die anderen im Kampfe unterliegen, und diese übertragen die erworbenen nützlichen Fähigkeiten durch Vererbung auf ihre Nachkommen. Werden nun diese ererbten Fähigkeiten von den nachfolgenden Geschlechtern durch weiteren Gebrauch immer mehr entwickelt, so müssen durch Anpassung und Vererbung bei natürlicher Zuchtwahl (als welche die Erhaltung und Fortpflanzung der siegreichen Individuen bezeichnet wird) neue Arten entstehen können."

Demnach lässt sich die Entwicklung der verschiedenen Gruppen des Thierreiches in Form eines oder mehrerer Stammbäume anordnen. Man bezeichnet diese Entwicklung als „Stammesentwicklung", „Phylogenie" (φῦλον, Stamm) im Gegensatz zur Entwicklungsgeschichte des Individuums, der „Keimesgeschichte" oder „Ontogenie" (E. HÄCKEL). Aus der oben unter 2) angegebenen Thatsache folgert HÄCKEL, dass die Ontogenie eine in kurzer Zeit ablaufende Rekapitulation der Phylogenie darstellt („Biogenetisches Grundgesetz").

Verfolgt man die Entwicklung des Säugethieres, speziell des Menschen aus der Eizelle, so sieht man, dass sich dieselbe durch Theilung vermehrt („Eifurchung"), bis sich ein grosser kugelförmiger Zellenhaufen entwickelt hat, der das Aussehen einer Maulbeere besitzt und „Morula" genannt wird. Im Centrum des Zellenhaufens, dessen centrale Zellen viel grösser sind, als die peripheren, sammelt sich Flüssigkeit an, welche die Zellen nach aussen drängt. Weiterhin sind aus jenen beiden Zellenarten zwei konzentrisch gelagerte Häute entstanden; diese Bildung wird die „Keimblase" genannt, welche aus den beiden primären „Keimblättern" zusammengesetzt ist. Dieselben werden als Entoderm und Ectoderm bezeichnet und bilden die Grundlage für die gesammte weitere Entwicklung: aus dem Ectoderm entwickeln sich nämlich die Organe der animalen Sphäre, wie Centralnervensystem u. s. w., weshalb es das „animale Keimblatt" heisst, aus dem Entoderm die vegetativen Organe, als Darmrohr u. s. w., welches danach als „vegetatives Keimblatt" bezeichnet wird.

---

[1] CHARLES DARWIN. Die Entstehung der Arten etc. Stuttgart 1859.

Die zweiblättrige Keimblase zeigt bald an einer Stelle ihrer Oberfläche einen dunklen runden Fleck, der scheibenförmig erhaben in den Hohlraum der Blase vorspringt; es ist dies der „Fruchthof“ oder die „Keimscheibe“, aus der die Anlage des Embryonalleibes hervorgeht, während die Bedeutung der übrigen Keimblase auf das Embryonalleben beschränkt bleibt.

Die zweiblättrige Keimblase kommt allen Metazoën zu einer Zeit ihrer Entwicklung zu, doch ist die Bildung derselben nicht überall gleich. Die eben gegebene Schilderung trifft nur zu für viele Wirbelthiere, sowie für viele Schnecken und Würmer; bei diesen bildet sich die zweiblättrige Keimblase durch Umwachsung, hingegen entsteht sie bei den Schwämmen, Polypen, Ascidien und dem niedrigsten Wirbelthiere, dem Amphioxus, aus einer einschichtigen Keimblase durch Einstülpung: Invagination, doch ist hier wie dort der morphologische Werth dieser Formen ein gleicher; bei beiden bildet sich eine zweiblättrige Larve mit einem Munde aus, die Gastrula. Es ist nun von hohem Interesse, dass niederste Thiere, wie z. B. manche Polypen, in der zweiblättrigen Keimblase fast die Höhe ihrer Entwicklung erreicht haben, dass es sogar noch Formen giebt, welche HÄCKEL's Gastraea, jener hypothetischen zweiblättrigen Stammform aller Metazoën, sehr nahe stehen.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung bildet sich im Bereiche des Fruchthofes ein drittes Keimblatt, das sich zwischen die beiden vorhandenen Keimblätter einschiebt, das Mesoderm. Aus diesen drei Keimblättern baut sich nun der Leib des Embryo nach und nach auf und entwickeln sich die Organsysteme, wie wir sie im erwachsenen Individuum kennen; die spezielle Betrachtung dieser Entwicklung giebt am Ende dieses Buches die „Ontogenie“. Von besonderem Interesse ist noch eine Phase in der Entwicklung, die nicht nur bei den Säugethieren, sondern bei allen Wirbelthieren vorhanden ist, nämlich das Auftreten des sogenannten Axenstabes, der „Chorda dorsalis“, eines dünnen, elastischen Stabes, der der ganzen Länge nach mitten durch den Körper geht, aus eigenthümlichen Zellen zusammengesetzt ist und die erste Anlage der Wirbelsäule bildet, durch welche sämmtliche Wirbelthiere gegenüber den Wirbellosen charakterisirt sind. Ebenso interessant ist die Bildung des Visceralskelettes, d. i. eines am Kopfende des Embryo entstehenden Systems von Kiemenbögen, die sich in späteren Entwicklungsstadien grossentheils zurückbilden und damit verschwinden.

Die Bildung der Chorda dorsalis während der Entwicklung des Säugethierembryo erinnert sehr lebhaft an ein Thier, das zeitlebens die Chorda besitzt; es ist dies das niedrigste Wirbelthier, also der niedrigste Fisch, Amphioxus lanceolatus, das Lanzettthierchen, sowie die ganze Klasse der Cyclostomen, als Neunaugen u. s. w. Ebenso erinnern die vergänglichen Kiemenbögen im Säugethierembryo an die bleibenden Kiemen der Fische und mancher Amphibien (Perennibranchiaten).

Man theilt den völlig entwickelten Säugethierleib in zwei Systeme von Organen ein und bezeichnet das eine als „vegetatives“, das andere als „animales“ Organ-System. Zu dem ersteren gehört: a) der Ernährungsapparat, zu welchem rechnet α) der ganze Verdauungskanal mit allen seinen Anhängen, darunter die Verdauungsdrüsen (Leber, Pankreas u. s. w.) und die Athmungsorgane (Lungen), β) das Gefässsystem, γ) das Nierensystem; b) der Fortpflanzungsapparat: die Geschlechtsorgane und deren Anhänge. Zu dem animalen Organsysteme gehört: a) der Sinnesapparat, der besteht α) aus der Hautdecke, β) dem Nervensystem und γ) den Sinnesorganen; b) der Bewegungsapparat, der zusammengesetzt ist α) aus den passiven Bewegungsorganen, dem Skelett, und β) den aktiven Bewegungsorganen, den Muskeln.

Der Stoffwechsel, auf dessen regelmässigem Ablauf das gesunde Leben des Individuums beruht, wird durch den Ernährungsapparat unterhalten. Das Centrum, den Hauptherd des gesammten Stoffwechsels, bildet die Ernährungsflüssigkeit, das Blut, das aufgelöst alle diejenigen Bestandtheile besitzt, welche entweder in den verschiedenen Geweben des Körpers schon vorhanden sind oder aus denen sich Gewebsbestandtheile bilden können; dasselbe bildet sich in den Blutgefässen, vielfach verzweigten geschlossenen Kanälen, die sich fast in allen Geweben befinden und in denen es durch ein Pumpwerk, das thätige Herz, in kontinuirlicher Strömung erhalten wird. Auf dem Wege durch die Gewebe transsudiren Blutbestandtheile durch die Gefässwände hindurch, welche den umliegenden Geweben zur Ernährung dienen, nämlich Wasser, in diesem gelöste Substanzen, wie Eiweiss u. s. w., und Sauerstoffgas; dafür geben die Gewebe an das Blut Kohlensäure und die Substanzen zurück, welche für sie unbrauchbar sind oder es durch den Stoffwechsel ihrer Zellen geworden sind (Stoffe der regressiven Metamorphose). Von diesen unbrauchbar gewordenen Stoffen befreit sich das Blut dadurch, dass sie durch bestimmte Organe, wie Lungen und Nieren, ausgeschieden und gleichzeitig mit der entsprechenden Wassermenge, welche ebenfalls das Blut verlässt, durch Abfuhrkanäle an die Körperoberfläche und nach aussen abgeführt werden (Lungen-, Nieren- und Hautausscheidung). Um diesen stetigen Verlust des Blutes zu decken, muss zu demselben eine Zufuhr von solchen Substanzen stattfinden, wie sie im Blute vorhanden sind, oder die zu Blutbestandtheilen werden können. Diese Substanzen befinden sich in den Nahrungsmitteln, Wasser, Brod, Fleisch u. s. w. und in der Luft (Sauerstoff), aber einerseits nicht rein, sondern gemischt mit Bestandtheilen, die das Blut nicht brauchen kann und andrerseits in ungelöstem Zustande, während das Blut nur gelöste Substanzen aufnehmen kann. Dieses Geschäft, die brauchbaren Bestandtheile der Nahrungsmittel von den unbrauchbaren zu sondern und die ersteren in den gelösten Zustand

überzuführen, versieht der Darmkanal; in diesen werden die Nahrungsmittel importirt und in demselben durch die Verdauungssäfte, welche seine Verdauungsdrüsen (Leber, Pancreas u. s. w.) liefern, sowie durch die Bewegungen seiner Wände in den geforderten Zustand übergeführt. Diese flüssigen Nahrungsmittel gelangen nun in das Blut theils dadurch, dass sie von Blutgefässen, die sich in der Darmwand selbst befinden, aufgenommen, resorbirt werden, theils in der Weise, dass sie von den ebenfalls in der Darmwand gelegenen Anfängen der Chylusgefässe, eines Kanalsystems, das weiterhin in das Gefässsystem mündet, aufgesaugt werden. Diesen ganzen Vorgang nennt man die Verdauung. Der Sauerstoff, welchen das Blut fortwährend an die Gewebe abgiebt, wird demselben durch die Lungenathmung aus der Atmosphäre wieder zugeführt: bei jeder Einathmung dringt ein Luftstrom in die Lungen, die ein reiches, sehr oberflächlich gelegenes Blutnetz enthalten, um durch die Gefässwände in das Blut zu gelangen, während hier gleichzeitig die aus den Geweben vom Blute aufgenommene Kohlensäure in die Lungenalveolen gelangt, aus denen sie durch jede Ausathmung fortgeschafft und der Atmosphäre übergeben wird. So findet ein regelmässiger Gaswechsel zwischen den Gasen des Blutes und denen der Gewebe einerseits, sowie zwischen denen des Blutes und der Atmosphäre andrerseits statt, der einen integrirenden Bestandtheil des Stoffwechselvorganges darstellt und die Athmung genannt wird.

Die Vorgänge des Stoffwechsels sind verbunden mit fortwährenden chemischen Prozessen, bei denen grosse Mengen von Wärme erzeugt werden, durch welche der Körper stetig erwärmt wird und eine bestimmte Eigentemperatur erhält, die beim Menschen und den anderen Säugethieren von 37—39° C. schwankt. Insofern als die Wärme eine besondere Form von Arbeit ist, wie oben auseinandergesetzt wurde, bezeichnet man ihre Bildung als eine Leistung des Organismus.

Daneben ist der Körper befähigt, auch mechanische Arbeit zu leisten und zwar durch seinen aktiven und passiven Bewegungsapparat. Der letztere, das Skelett, welches aus vielen Knochen komplizirt zusammengesetzt ist, besteht aus der Wirbelsäule, welche die feste Stütze des ganzen Körpers bildet, und ihren Anhängen, dem Schädel, der auf dem Kopfende der Wirbelsäule beweglich angebracht ist, und den zwei Extremitätenpaaren, von denen das untere Paar die Wirbelsäule stützt und mit Hülfe der aktiven Bewegungsorgane, der Muskeln, den Körper fortbewegt, während das obere Paar, das sehr frei beweglich am Rumpfe aufgehängt ist, ebenfalls mit Hülfe der Muskeln Lasten tragen und mechanische Arbeit zu leisten vermag.

Den Verkehr mit der Aussenwelt unterhält der Körper mit Hülfe seiner Sinne, durch die allein er zu einer Kenntniss der ausser ihm ge-

legenen Dinge gelangen kann. Die einfachste Art, sich diese Kenntniss zu verschaffen, besteht offenbar in einer direkten Berührung, Betastung derselben. In der That stellt unsere Haut ein solches einfachstes Sinnesorgan dar, indem überall in derselben die Enden der Gefühlnerven, als Tastkörperchen, vorhanden sind, welche die Tasteindrücke aufnehmen, die in den Gefühlsnerven fortgeleitet und im Grosshirn zum Bewusstsein gebracht werden. Es ist leicht verständlich, dass dieses Sinnesorgan einen nur beschränkten Verkehr mit der Aussenwelt unterhalten kann: es können nur diejenigen Objekte zur Kenntniss gelangen, welche sich im Bereiche der Haut befinden. Dem gegenüber steht das höchst entwickelte Sinnesorgan, das Auge, durch das wir Objekte wahrnehmen können, die viele Millionen Meilen entfernt im Weltenraume sich befinden, wenn sie nur hinreichend viel Licht in unser Auge senden. Durch das Licht nämlich wird die im Auge gelegene Endausbreitung des Sehnerven, die Netzhaut oder Retina, erregt; diese Erregung, im Sehnerven fortgeleitet, wird im Gehirn zum Bewusstsein gebracht und vermittelt so die Wahnehmung leuchtender Gegenstände. Zwischen diesen beiden Sinnen stehen in Bezug auf die Höhe ihrer Entwicklung das Gehörorgan, das Riech- und Schmeckorgan. Das Gehörorgan wird durch Schallwellen erregt; Riech- und Schmeckorgan, Nase und Zunge, werden durch bestimmte Substanzen erregt und geben uns ganz spezifische Empfindungen, die z. B. mit gut oder schlecht schmecken, mit gut oder schlecht riechen bezeichnet werden.

Ausser den Sinnesnerven, welche von den Sinnesorganen ausgehen, kommen von der Haut noch zahlreiche Nerven, welche Schmerzempfindungen vermitteln. Alle diese Nerven, als Gefühlsnerven bezeichnet, enden im Centralnervensystem und zwar im Grosshirn, wohin sie entweder direkt oder indirekt gelangen; im letzteren Falle steigen sie nämlich durch das Rückenmark dorthin auf. Das Grosshirn ist das Organ des Willens, des Denkens und Empfindens; in ihm entstehen alle jene Kräfte, welche als Seelenkräfte bezeichnet werden. Endlich ist noch zu bemerken, dass vom Grosshirn aus Nerven direkt oder auf dem Umwege durch das Rückenmark zu den aktiven Bewegungsorganen, den Muskeln, gelangen, welche jenen die Impulse zu ihrer Thätigkeit übermitteln, sodass sie willkürlich in Thätigkeit versetzt werden können.

Die Fortpflanzung des Individuums geschieht durch die Organe der Fortpflanzung. Die reife aus dem Eierstock des Weibes losgelöste Eizelle wird innerhalb der Geschlechtsorgane durch den männlichen Samen befruchtet und entwickelt sich im Fruchtbehälter, dem Uterus, um nach vollendeter Entwicklung von demselben ausgestossen zu werden.

In der Reihenfolge, wie die Uebersicht über die allgemeine Physiologie gegeben worden ist, soll auch die spezielle Physiologie abgehandelt werden. Nach Voraussendung der Bestandtheile des menschlichen Körpers folgt der Stoffwechsel, der mit der Lehre vom Blute und seiner Bewegung beginnt, danach die Ausgaben und Einnahmen des Blutes, endlich die Stoffwechselbilanz. Darauf folgen die Leistungen des Organismus als Wärme und mechanische Arbeit. An diese schliesst sich die Physiologie der peripheren Nerven und des Centralnervensystems. Den Schluss bildet die Zeugung und die Entwicklungsgeschichte.

Zweite Abtheilung.

Spezielle Physiologie.

Erster Abschnitt.

Der Stoffwechsel.

Einleitung.

Die chemischen Bestandtheile des Körpers.

Die Elemente, welche den menschlichen Körper zusammensetzen, sind folgende: Kohlenstoff, Stickstoff, Wasserstoff, Sauerstoff, Schwefel, Phosphor, Chlor, Fluor, Silicium, Kalium, Natrium, Magnesium, Calcium, Mangan, Eisen.

Zink, Blei, Quecksilber, Arsen sind, wenn sich dieselben im Organismus in Spuren vorfinden, nur als zufällige Bestandtheile zu betrachten, die auf irgend eine Weise in den Körper gelangt und dort zurückgehalten worden sind.

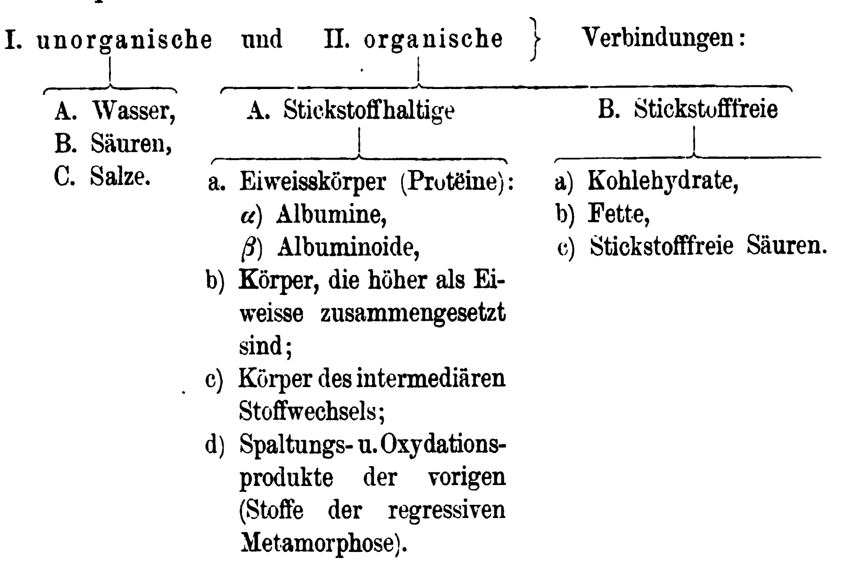
Von den angeführten Elementen kommen in freiem Zustande nur vor:

1) Der Sauerstoff O_2, welcher aus der atmosphärischen Luft in freiem Zustande durch die Athmung aufgenommen wird. Er findet sich in allen Flüssigkeiten des Körpers, vorzüglich aber im Blute, entweder einfach aufgelöst oder locker chemisch gebunden. Er ist durchaus nothwendig zur normalen Erhaltung aller thierischen Gewebe, in denen er zur Verbrennung (Oxydation) ihrer Bestandtheile verwendet wird bei einer Temperatur, bei der er ausserhalb des Körpers sich inaktiv verhält.

2) Der Stickstoff N_2 wird ebenfalls durch die Athmung aus der atmosphärischen Luft aufgenommen; er findet sich namentlich in den Lungen, dem Darmkanal und im Blute. Nur in letzterem ist er aufgelöst, sonst befindet er sich in gasförmigem Zustande. Sein physiologischer Werth ist unseren jetzigen Kenntnissen nach ein durchaus negativer. Er verlässt den Körper durch Lunge, Niere, Darm und Haut.

Verbindungen.

Viel zahlreicher sind die Verbindungen, in denen die Elemente in den Körperbestandtheilen vorhanden sind. Man unterscheidet dieselben als



I. Unorganische Verbindungen.

Zu den unorganischen im Körper vorkommenden Verbindungen zählen:

A. Das Wasser.

Das Wasser, H_2O, bildet einen Hauptbestandtheil des Körpers, in dem es zu 70% vorhanden ist. Es befindet sich nicht allein in den thierischen Flüssigkeiten, deren flüssigen Aggregatzustand es bedingt, sondern auch in allen Geweben, denen es den festweichen Zustand verleiht. Der grösste Theil des Wassers wird dem Körper von aussen als solches durch Getränke und Speisen zugeführt, doch bildet sich eine kleine Menge offenbar auch im Körper durch Oxydation des Wasserstoffes der organischen Verbindungen. Das Wasser wird durch Nieren, Haut, Lunge und Darm ausgeschieden und zwar der Hauptttheil durch die Nieren im Harn, weniger durch die Lungen und Exkremente; die geringste Wasserausscheidung findet durch die Haut im Schweiss statt, doch sind diese Verhältnisse durch äussere Umstände leicht veränderlich. Seine physiologische Bedeutung ist eine ganz hervorragende, denn es ist das Auflösungsmittel aller im Körper gelöst vorkommenden Stoffe und vermittelt dadurch den ganzen Stoffwechsel.

B. Säuren.

Von den Säuren kommen im freien Zustande vor:

1) Kohlensäure, CO_2. Sie findet sich in den Lungen und dem Darm als Gas, im Blute und in den meisten thierischen Flüssigkeiten grösstentheils physikalisch absorbirt. Die Kohlensäure wird im Körper selbst gebildet und zwar als eines der Endglieder unter den Oxydationsprozessen, die mit Hülfe des Sauerstoffes vor sich gehen. Ein Theil dürfte auch von Spaltungsvorgängen (s. unten) herrühren. Die Kohlensäure verlässt den Körper vorzüglich in der Exspirationsluft der Lungen, geringe Mengen entweichen durch die Haut, die Niere und den Darm. Sie ist ein Auswurfsstoff, der fortwährend aus dem Körper entfernt wird und dessen Anhäufung durch seine giftige Wirkung den Organismus zu schädigen vermag.

2) Chlorwasserstoffsäure, HCl. Sie kommt im freien Zustande im Magensafte vor; sie wird erst im Organismus, namentlich aus dem Chlornatrium gebildet. Sie hat eine wesentliche Funktion bei der Magenverdauung (s. Magenverdauung).

Schwefelsäure, H_2SO_4, ist im freien Zustande nur in dem Speichel und dem Magensafte von Dolium Galea, einer grossen Seeschnecke des Mittelmeeres gefunden worden.

C. Salze.

Die Salze sind zum grossen Theil in Lösung, zum Theil aber auch in fester Form abgelagert (Knochen), doch gilt auch für letztere das allgemeine Gesetz, dass sie einem beständigen Stoffwechsel unterworfen sind. Der feuerbeständige Rückstand, den man bei der Verbrennung des Thierkörpers als Aschenbestandtheile kennt, enthält im Wesentlichen die Salze. Ihre physiologische Bedeutung geht aus der Thatsache hervor, dass sie sich in allen Geweben vorfinden und überall zur Bildung nothwendig sind. Sie werden dem Organismus von aussen durch die Nahrung zugeführt und in wenig verändertem Zustande, namentlich durch den Harn, wieder abgeschieden. Die wichtigsten sind:

1) Chlornatrium, NaCl. Es kommt in allen thierischen Flüssigkeiten und Geweben vor und zwar unter allen anorganischen Salzen in grösster Menge.

2) Chlorkalium, KCl. Es ist ein Begleiter des Chlornatriums, aber in geringerer Menge vorhanden, nur in den rothen Blutkörperchen und den Muskeln überwiegt es die Natriumverbindung. Die Menge desselben muss indess innerhalb kleiner Grenzen konstant bleiben, da Kaliumsalze direkt in's Blut injizirt heftige Herzgifte sind (Traube, Cl. Bernard, J. Rosenthal), was bei den Natriumverbindungen nicht der Fall ist.

3) Fluorcalcium, $CaFl_2$. Es ist in den Knochen und dem Schmelze der Zähne nachgewiesen.

4) Carbonate des Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium u. s. w., Na_2CO_3, K_2CO_3, $CaCO_3$, $MgCO_3$.

5) Phosphate von Natrium, Kalium, Calcium, Magnesium u. s. w., Na_3PO_4, K_3PO_4, $Ca_3(PO_4)_2$, $Mg_3(PO_4)_2$. Die beiden Reihen von Salzen stammen vornehmlich aus der Nahrung und finden sich überall im Körper in grösserer oder geringerer Menge vor. Am reichlichsten vertreten sind sie in den Knochen, wo sie die Knochenerde bilden, in ihrer Verbindung als phosphorsaures Calcium, phosphorsaures Magnesium, kohlensaures Calcium neben Fluorcalcium.

6) Sulfate von Natrium und Kalium, Na_2SO_4, K_2SO_4. Sie kommen in geringen Mengen fast überall vor und fehlen nur in der Milch, der Galle und dem Magensaft. Sie stammen nicht allein aus der Nahrung, sondern ein Theil derselben wird auch im Körper selbst erzeugt durch Oxydation des Schwefels, der schwefelhaltigen Protëinsubstanzen zu Schwefelsäure, die an Alkalien gebunden durch den Harn ausgeschieden wird.

II. Organische Verbindungen.

A. Stickstoffhaltige Verbindungen.

a) Eiweisskörper (Protëine).

Die Eiweisskörper finden sich überall in den Ernährungsflüssigkeiten des Körpers theils in Wasser gelöst oder gequollen, theils in festweichem Zustande und organisirt als Bestandtheile der Gewebe. Ihre Lösungen sind linksdrehend, opalescirend und diffundiren nicht durch Pergamentpapier. Aus ihren Lösungen werden die Eiweisskörper gefällt: durch die Siedhitze, durch starke Mineralsäuren und Gerbsäure, sowie durch die schweren Metallsalze (z. B. schwefelsaures Kupferoxyd, essigsaures Eisenoxyd, basisches Bleiacetat, Quecksilberchlorid etc.) und absoluten Alkohol; ebenso durch Essigsäure und reichlichen Zusatz konzentrirter Lösung von neutralen Salzen der Alkalien und alkalischen Erden; endlich durch Essigsäure und wenig Ferrocyankalium; der Niederschlag ist im Ueberschuss des Fällungsmittels wieder löslich. Alle Eiweisskörper werden, mit Salpersäure gekocht, gelb gefärbt (Xanthoprotëinreaktion); mit Millon's Reagens (salpetersaures Quecksilberoxyd, welches salpetrige Säure enthält) färben sie sich beim Kochen roth, mit Natronlauge und einigen Tropfen Kupfervitriollösung violett.

Mit Säuren und Alkalien gehen die Eiweisse Verbindungen ein (Acid- und Alkalialbuminate), welche nicht mehr durch die Siedhitze, aber durch Neutralisation fallen.

Die verschiedenen Eiweissstoffe sind sehr ähnlich zusammengesetzt und enthalten Kohlenstoff: 52·7—54·5 %, Wasserstoff: 6·9—7·3 %, Stickstoff: 15·4—16·5 %, Sauerstoff: 20·9—23·5 %, Schwefel: 0·8—2·0 %. Da sie nicht krystallisirbar, auch sonst nicht rein zu erhalten sind, so hat man bisher weder ihre Formel noch ihre Konstitution ermitteln können.

Die Eiweisse werden dem Körper fertig gebildet durch die Fleisch- und Pflanzennahrung zugeführt. Vor ihrer Aufnahme in's Blut werden sie durch die Verdauung im Darmkanal in eine eigenthümliche Modifikation, die Peptone (s. unten), verwandelt, aus denen sie in bisher unbekannter Weise zur Bildung von Blut- und Körperbestandtheilen verwendet werden. Ihre weiteren Schicksale sind sehr verschieden. Zunächst bilden sich aus ihnen durch Synthese wahrscheinlich Eiweisskörper von noch viel komplizirterer Zusammensetzung, wie Hämoglobin (s. unten); als ihre nächsten Derivate betrachtet man die Albuminoide (s. unten); verschiedene Beobachtungen machen es wahrscheinlich, dass Fette und Zuckerbildner (Glykogen) aus ihnen im Körper entstehen können. Endlich werden sie in einfachere Verbindungen zerlegt, deren Endprodukte theils stickstoffhaltig als Harnstoff (s. unten), theils stickstofflos als Kohlensäure und Wasser den Körper verlassen. Bis zu ihren Endprodukten hin durchlaufen sie aber eine grosse Reihe von Zwischenstufen, die als solche im Körper aufgefunden werden oder denselben in dieser Form verlassen. Als Zwischenstufen von Eiweiss zum Harnstoff betrachtet man sie, weil sie 1) stickstoffhaltig sind, 2) künstlich aus Eiweiss dargestellt werden, wie Leucin und Tyrosin, die sich aus Eiweiss bei der Fäulniss und Behandlung mit Säuren und Alkalien bilden und 3) leicht in Harnstoff übergehen, wie Harnsäure, Kreatin, Kreatinin, Xanthin und Guanin.

Dahin gehören:

1) Albumine; sie sind in Wasser löslich und gerinnen beim Erhitzen ihrer Lösung auf 70—75°; man unterscheidet:

a) Serumalbumin, welches einen Hauptbestandtheil aller Ernährungsflüssigkeiten, des Blutes, der Lymphe, des Chylus u. s. w. bildet.

b) Eieralbumin, im Weissen der Vogeleier; von dem vorigen kaum verschieden.

2) Fibrin, wesentlicher Bestandtheil des Blutgerinnsels (s. Blut); unlöslich in Wasser, quillt in verdünnten Säuren und zersetzt energisch Wasserstoffsuperoxyd.

3) Kaseïne, unlöslich in Wasser und Kochsalzlösung, leicht löslich in verdünnter Salzsäure sowie in kohlensaurem Alkali; durch Kochen nicht gefällt, ebensowenig durch Neutralisiren der hinreichend verdünnten Lösung bei Gegenwart von phosphorsaurem Kali. Dahin gehören:

a) Kasein, das in der Milch durch Alkali gelöst ist, gerinnt durch Zusatz von Lab oder Säuren;

b) Kalialbuminat, dem vorigen sehr ähnlich, aber durch Lab nicht fällbar.

4) Globuline, unlöslich in Wasser, löslich in verdünnter Kochsalzlösung; sie gerinnen beim Erhitzen dieser Lösung.' Hierher gehören:

a) Fibrinoplastische Substanz (Paraglobulin), reichlich im Blute, weniger im Chylus und der Lymphe enthalten.

b) Fibrinogene Substanz (Fibrinogen, Metaglobulin) findet sich im Blute, dem Chylus der Lymphe und den Höhlenflüssigkeiten.

Die beiden Körper bilden zusammen Fibrin (s. Blut).

c) Globulin, Bestandtheil der Krystalllinse des Auges, unterscheidet sich von dem vorigen dadurch, dass es kein Fibrin bildet.

Alle drei sind löslich in O-haltigem Wasser und werden durch den Kohlensäurestrom gefällt, ebenso wie durch Neutralisiren und Verdünnen ihrer Lösung um das Zehnfache.

d) Myosin, der gerinnbare Eiweisskörper des Muskels (s. Muskeln); zersetzt, wie Fibrin, Wasserstoffsuperoxyd.

e) Vitellin, im Eidotter und der Krystalllinse enthalten, verhält sich den übrigen Globulinen sehr ähnlich, ist aber lecithinhaltig.

5) Syntonin (Acidalbumin), unlöslich in Wasser wie in Kochsalzlösung, leicht löslich in verdünnten Säuren und Alkalien, auch kohlensauren Alkalien, durch Hitze nicht fällbar, wohl aber durch Neutralisation.

6) Hemialbumose, Zwischenprodukt der Eiweissverdauung, Vorstufe des Peptons, wird durch die Siedhitze nicht mehr gefällt (s. Verdauung).

7) Peptone, Körper, welche durch die Verdauung der Eiweisskörper im Magen und Darm entstehen, sind in Wasser leicht löslich (s. Verdauung).

b) Albuminoide.

Die Albuminoide, als die nächsten Derivate der Albuminate, stehen zu denselben in sehr naher Beziehung. Die meisten Albuminoide kommen organisirt vor und sind integrirende Bestandtheile von Geweben (Horngewebe, Knorpelzellen, Sehnen u. s. w.), einige sind aber auch in Lösung.

1) Mucin, Schleimstoff, schwefelfrei, findet sich in den schleimigen Sekreten und dem embryonalen Bindegewebe (z. B. Wharton'sche Sulze), denen es eine zähe, fadenziehende Beschaffenheit verleiht. Das Mucin ist unlöslich in Wasser, quillt aber darin auf; beim Kochen gerinnt es nicht, aber durch Zusatz von Alkohol; es ist löslich in Alkalien und alkalischen Erden; Mineralsäuren fällen es aus seinen Lösungen, im Ueberschuss der Säure löst sich der Niederschlag wieder. Essigsäure erzeugt

einen im Ueberschuss unlöslichen Niederschlag. Beim Kochen mit Schwefelsäure liefert der Schleimstoff Leucin und Tyrosin (STAEDELER).

2) Glutin, Knochenleim, schwefelhaltig, bildet sich erst beim Kochen einiger Gewebe, des Knochenknorpels (organische Grundlage des Knochens), des Bindegewebes, des Hirschhorns, der Kalbsfüsse und der Fischschuppen. Beim Kochen mit Schwefelsäure und Alkalien bildet es Leucin und Glycin.

3) Chondrin, Knorpelleim, der sich beim Kochen der echten Knorpel und der Cornea des Auges mit Wasser aus der Grundsubstanz dieser Gewebe bildet, soll kein genuiner Körperbestandtheil sein, sondern aus einer Mischung von Glutin, Mucin und Salzen hergestellt werden können (MOROCHOWETZ).

Die Lösungen beider Leime werden durch Gerbsäure gefällt.

4) Keratin, Hornstoff, schwefelhaltig, erhält man durch Kochen mit Wasser aus der Epidermis, den Nägeln, Haaren u. s. w. In konzentrirter Essigsäure quellen diese Substanzen auf und lösen sich mit Ausnahme der Haare. In Alkalien sind sie leicht löslich, durch Schwefelsäure wird das Keratin unter Bildung von viel Leucin und Tyrosin zersetzt. Die Xanthoproteïnreaktion hat es mit den Eiweissen gemein.

5) Elastin, gewinnt man aus dem elastischen Gewebe der elastischen Bänder (Lig. nuchae u. s. w.) durch Kochen mit Alkohol, Aether, Wasser, konzentrirter Essigsäure, in gereinigtem Zustande. Das Elastin quillt in Wasser auf, ist aber selbst nach mehrtägigem Kochen darin unlöslich, löst sich nur in konzentrirter Kalilauge; die neutralisirte Lösung wird durch Gerbsäure gefällt. Es ist schwefelfrei und liefert beim Kochen mit Schwefelsäure Leucin.

6) Fermente, Körper, von sehr eigenthümlicher Wirkung. Durch ihre Anwesenheit können nämlich hoch zusammengesetzte Verbindungen in einfachere gespalten werden, ohne dass sie selbst dabei verbraucht werden (s. Verdauung). Die Fermente sind im Körper viel verbreitet; es kommen vor:

a) Zuckerbildendes Ferment (Speicheldiastase oder Ptyalin) im Speichel, in dem pankreatischen Safte (Pankreasdiastase), der Leber und vielen anderen Geweben, welches Stärke, Glykogen u. s. w. in Zucker umwandelt.

b) Eiweissverdauendes Ferment (Pepsin, Trypsin) im Magen-, Pankreas- und Darmsaft, verwandelt die löslichen und unlöslichen Eiweisse in Peptone.

c) Fettspaltendes Ferment im Pankreassaft, spaltet unter Wasseraufnahme neutrale Fette in Fettsäuren und Glycerin.

c) Körper, die höher als Eiweiss zusammengesetzt sind.

Hämoglobin, wahrscheinlich noch komplizirter als Eiweiss selbst zusammengesetzt, da es bei seiner Zersetzung in Eiweiss und Blutfarbstoff (Hämatin) zerfällt. Es bildet den Hauptbestandtheil der rothen Blutkörperchen (s. Blut).

d) Körper des intermediären Stoffwechsels.

Die Verbindungen, welche hier angeführt werden, sind zum Theil in Sekreten enthalten, welche in den Darm gelangen, um dort gewisse Aufgaben zu erfüllen, wonach sie in grösserer oder geringerer Menge wieder in's Blut aufgenommen werden (intermediärer Stoffwechsel). Andrerseits sind es Körper, welche stickstoffhaltig sind, aber zu keiner der übrigen Klassen in näherer Beziehung stehen.

1) Die Gallensäuren. Sie kommen als Natronsalze in der Galle vor. Es sind:

a) Glykocholsäure, $C_{26}H_{43}NO_6$. Sie entsteht als gepaarte Säure aus der stickstofffreien Cholalsäure, $C_{24}H_{40}O_5$, und dem Glykocoll (s. unten), in welche Bestandtheile sie auch durch Kochen mit Alkalien zerfällt.

b) Taurocholsäure, $C_{26}H_{45}NO_7S$, ebenfalls als gepaarte Säure aus der Cholalsäure und dem Taurin (s. unten) entstanden, in die es durch Kochen mit Wasser zerlegt werden kann.

2) Der Blutfarbstoff, Hämatin, das Zersetzungsprodukt des Hämoglobins, eisenhaltig, Bestandtheil der rothen Blutkörperchen (s. Blut).

3) Die Gallenfarbstoffe, denen die Galle ihre Farbe verdankt: Bilirubin, Biliverdin, Bilifuscin u. a.

4) Das Melanin (schwarzes Pigment) erscheint im Körper in Form sehr kleiner Körnchen, namentlich als schwarzes Pigment in den Pigmentzellen der Choroidea des Auges, ferner im Lungengewebe und in den Bronchialdrüsen, sowie in sehr geringer Menge im Rete Malpighi. Es stammt aus dem Blutfarbstoff.

5) Das Cholestearin, $C_{26}H_{43}HO$, wahrscheinlich ein einwerthiger Alkohol, ist in geringer Menge im Blut und in allen anderen Körperflüssigkeiten enthalten, am reichlichsten in der Galle und der Nervensubstanz; es ist in Seifen, flüssigen Fetten und den gallensauren Alkalien löslich.

6) Das Cerebrin, $C_{17}K_{33}NO_3$, wesentlicher Bestandtheil des Nervenmarkes und der Eiterkörperchen.

7) Das Lecithin, $C_{42}H_{84}NOP_9$, findet sich in allen thierischen Flüssigkeiten, wie Blut, Transsudate, Galle, namentlich in der Nervensubstanz

und dem Eidotter, ist krystallisirbar (HOPPE-SEYLER), in Wasser unlöslich, in Aether und Alkohol löslich.

8) Das Protagon, ein Gemenge der beiden vorigen.

e) Zersetzungsprodukte der Eiweisse (Produkte der regressiven Stoffmetamorphose).

Wir werden hier mit dem Endprodukt (Harnstoff) beginnen, da derselbe seiner Zusammensetzung nach am besten bekannt ist. Daran werden sich die höheren Zwischenglieder anreihen. Ihrer chemischen Konstitution nach sind sie alle stickstoffhaltige, amidartige Körper, d. h. Verbindungen, welche die Amidgruppe (NH_2) enthalten.

1) Harnstoff, $CO\langle{}^{NH_2}_{NH_2}$, Biamid der Kohlensäure; ($CO\langle{}^{OH}_{OH}$ = Kohlensäure [hyp. Hydrat]; $CO\langle{}^{NH_2}_{OH}$ = Monamid der Kohlensäure, Carbaminsäure; $CO\langle{}^{NH_2}_{NH_2}$ = Biamid der Kohlensäure, Carbamid oder Harnstoff) kommt in grosser Menge in der Harnflüssigkeit vor, in Spuren im Schweiss, im Blut u. s. w., ist krystallisirbar und in Wasser leicht löslich.

Der Harnstoff ist die erste organische Substanz, welche aus unorganischem Material synthetisch dargestellt wurde (WÖHLER 1828) und zwar durch Erhitzen von cyansaurem Ammoniak, wobei eine Umlagerung der Atome eintritt:

$$\underset{\text{Cyans. Ammonium.}}{CO:N\cdot NH_4} = \underset{\text{Harnstoff.}}{CO\langle{}^{NH_2}_{NH_2}}.$$

2) Harnsäure, $CO\langle{}^{NH-CO}_{NH-CO}\rangle C:N_2CH_2$ (?) = $C_5H_4N_4O_3$, ist eine schwache zweibasische Säure, findet sich spärlich im Harne der Säugethiere, reichlich in den Exkrementen der Vögel, Schlangen u. s. w. Sie ist eine Vorstufe des Harnstoffs und geht leicht in diesen über, z. B. bei Behandlung mit Salpetersäure in Alloxan und Harnstoff (s. Harn).

3) Kreatin, $NH = C\langle{}^{NH_2}_{N(CH_3)}\cdot CH_2.COOH$, kommt in den Muskeln im Gehirn und im Blute vor. Mit Barytwasser gekocht zerlegt es sich in Sarkosin, Harnstoff, Methylhydantoin, Ammoniak und Kohlensäure. Mit Säure erhitzt oder längere Zeit mit Wasser gekocht verliert es Wasser und geht in Kreatinin über.

4) Kreatinin, $NH=C\langle{}^{NH-CO}_{N(CH_3)-CH_2}$ (NH—CO | N(CH₃)—CH₂ ringförmig verbunden) Bestandtheil des Harns, geht in wässeriger Lösung bei längerem Stehen in Kreatin über.

5) Xanthin, $C_5H_4N_4O_2$, kommt im Pankreas, der Milz, Leber, Thymus, im Gehirn und den Muskeln vor.



6) Hypoxanthin, $C_5H_4N_4O$, ist in den Muskeln, in der Milz, der Thymus, in den Nebennieren, im Gehirn, vom Xanthin begleitet, gefunden worden. Xanthin und Hypoxanthin sind in Säuren und Alkalien löslich, in kaltem Wasser nur sehr wenig, etwas mehr in kochendem Wasser; Hypoxanthin ist krystallisirbar und wird durch konzentrirte Salpetersäure in Xanthin verwandelt.

7) Guanin, $C_5H_5N_5O$, kommt im Pankreas und der Leber vor, ist in Säuren und Alkalien löslich und wird durch salpetrige Säure in Xanthin übergeführt.

8) Allantoin, $C_4H_6N_4O_3$, findet sich im Harn neugeborener Kinder, sowie im Harne Schwangerer, ist in kaltem Wasser schwer, in kochendem leichter und in heissem Alkohol leicht löslich, ist krystallisirbar und verwandelt sich durch Oxydation in Harnstoff und Allantoinsäure.

9) Glykocoll, $C_2H_5NO_2$ (Glycin, Amidoessigsäure) ($CH_3.COOH$ = Essigsäure; $CH_2(NH_2)COOH$ = Amidoessigsäure) ist als solches im Organismus nicht enthalten, sondern in der Glykocholsäure und der Hippursäure, bei deren Spaltung durch verdünnte Säuren und Alkalien es auftritt; es löst sich in Wasser und ist krystallisirbar.

10) Leucin, $C_6H_{13}NO_2$ (Amidocapronsäure), ($C_5H_{11}.COOH$ = Capronsäure, $C_5H_{10}[NH_2].COOH$ = Amidocapronsäure), findet sich reichlich im Pankreassekret, sonst in der Milz, den Speicheldrüsen, der Leber, Nieren, Nebennieren und dem Gehirn; ist ein konstantes Verdauungsprodukt des Albumins im Dünndarm, sowie ein ständiges Fäulnissprodukt der Eiweisskörper, aus denen es auch durch Kochen mit Alkalien oder Säuren erhalten wird.

11) Tyrosin, $C_6H_4\left\langle\begin{matrix}OH\\C_2H_3(NH_2).CO_2H\end{matrix}\right.$ (Biderivat des Benzols), findet sich nur in Begleitung des Leucin und zwar bei der Verdauung der Eiweisse im Dünndarm, sowie bei fauliger Zersetzung von Eiweisskörpern.

12) Taurin, $C_2H_7NSO_3$ (Amidoaethylsulfosäure), ($C_2H_4[OH]SO_3H$ = Oxyaethylsulfosäure, $C_2H_4[NH_2].SO_3H$ = Amidoaethylsulfosäure), tritt als Zersetzungsprodukt der Taurocholsäure im Darme auf.

13) Hippursäure, $C_9H_9NO_3$, ihrer chemischen Konstitution nach als Amidoessigsäure zu betrachten, in der 1 Atom Wasserstoff durch das einwerthige Radikal Benzoyl ersetzt ist: $CH_2.NH_2.CO_2H$ = Amidoessigsäure, $CH_2.NH(C_7H_5O).CO_2H$ = Hippursäure, kommt reichlich im Pferdeharn vor, nur in geringer Menge im menschlichen Harn, wird aber daselbst durch den Genuss von Benzoësäure, Zimmtsäure, Chinasäure u. s. w. vermehrt. Sie ist im Körper an Basen gebunden und bildet sich aus Benzoësäure, $C_6H_5.COOH$, und Glykocoll, in welche sie auch beim Kochen mit Säuren oder Alkalien zerfällt.

14) Phenol (Carbolsäure), $C_6H_5.OH$, Hydroxyl des Benzol, in Wasser wenig löslich, leicht löslich in Alkohol, in weissen Nadeln krystallisirend.

15) Kresol, Methylsubstitutionsprodukt des Phenol, $C_6H_4(CH_3).OH$.

16) Indol, C_8H_7N, in Wasser sehr schwer löslich.

17) Skatol, C_9H_9N, in Wasser noch schwerer löslich als Indol, bildet eine weisse krystallinische Substanz von starkem Fäkalgeruch.

Diese 4 Körper entstehen bei der Fäulniss von Eiweissen sowohl ausserhalb des Körpers, wie im Darme während der Verdauung. Ihre Entstehung bei der Fäulniss ist um so merkwürdiger, als sie schon in geringen Mengen antiseptisch wirken.

Die letzten 5 Substanzen gehören zur Gruppe der sog. aromatischen Körper.

18) Indifferente stickstoffhaltige Körper. Die Harnpigmente: Urobilin, Indigblau u. a. (s. Harn).

B. Stickstofffreie Verbindungen.

a) Kohlehydrate.

Die Verbindungen dieser Reihe sind Derivate der sechswerthigen Alkohle $C_6H_{14}O_6$.

1) Traubenzucker, Dextrose, $C_6H_{12}O_6$, kommt in geringer Menge im Blut, in dem Chylus und der Lymphe vor, ist krystallisirbar, in Wasser löslich und dreht die Polarisationsebene nach rechts. Unter dem Einflusse von Fermenten geht er Gährungen ein und zwar:

a) die alkoholische Gährung mit Hefe, wobei der Traubenzucker in Alkohol und Kohlensäure gespalten wird: $C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_6O + 2CO_2$.

b) die Milchsäuregährung bei Anwesenheit eines besonderen organischen Fermentes und faulender Eiweisskörper, wobei der Traubenzucker in Milchsäure übergeht: $C_6H_{12}O_6 = 2C_3H_6O_3$.

c) die schleimige Gährung (unter nicht näher festgestellten Bedingungen) verwandelt den Traubenzucker unter Entwickelung von CO_2 in eine schleimige, gummiartige Substanz.

Zuckerproben (Nachweis des Traubenzuckers): 1) Trommer's Probe: Man versetzt die zuckerhaltige Flüssigkeit mit überschüssiger Kali- oder Natronlauge und fügt tropfenweise so lange eine verdünnte Lösung von Kupfervitriol hinzu, als der entstehende Niederschlag von Kupferoxydhydrat sich wieder auflöst. Erhitzt man dann allmälig bis zum Sieden, so fällt rothes Kupferoxydul oder gelbes Kupferoxydulhydrat aus. 2) Moore's Probe: Fügt man zu der Flüssigkeit Aetzkali- oder Natronlauge bis zur stark alkalischen Reaktion, so wird sie beim allmäligen Erhitzen bis zum Sieden gelb, dunkelbraun bis schwarz gefärbt. 3) Boettcher's Probe: Man versetzt die Flüssigkeit mit Wismuthoxyd oder basisch

salpetersaurem Wismuthoxyd, dazu im Ueberschuss eine konzentrirte Lösung von kohlensaurem Natron oder Aetzkali und erhitzt bis zum Sieden; der Niederschlag färbt sich durch Reduktion des Wismuthoxydes schwarz.

2) Milchzucker, $C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O$ krystallisirbar, ist schwerer in Wasser löslich, als der vorige, dreht die Polarisationsebene nach rechts, reduzirt alkalische Kupferlösung, gährt mit Hefe nur wenig, erleidet aber leicht die Milchsäuregährung; bildet einen wesentlichen Bestandtheil der Milch.

3) Inosit, $C_6H_{12}O_6$, ist krystallisirbar, leicht löslich in Wasser, nicht drehend, geht nur die Milchsäuregährung ein und findet sich in den Muskeln, der Leber, Milz, Lunge, den Nieren und im Gehirn.

4) Glykogen, $C_6H_{10}O_5$, in Wasser leicht löslich, rechtsdrehend, wird durch das Zuckerferment in Traubenzucker verwandelt; es findet sich als konstanter Bestandtheil der Leber, ebenso der Muskeln.

Anhang. — Maltose, $C_{12}H_{22}O_{11}(+ H_2O?)$, Malzzucker, die Zuckerart, welche unter dem Einflusse der Diastase aus der Stärke der Gerste gebildet wird (Bierbereitung!), krystallisirt in weissen Nadeln und unterscheidet sich vom Traubenzucker durch grösseres Drehungsvermögen, geringeres Reduktionsvermögen und geringere Löslichkeit im Alkohol. Die Maltose ist gährungsfähig und lässt sich andererseits durch Kochen mit verdünnten Säuren in Traubenzucker überführen.

Rohrzucker, $C_{12}H_{22}O_{11}$, findet sich namentlich im Zuckerrohr und den Runkelrüben, ist in Wasser löslich, woraus es bei langsamen Verdunsten krystallisirt; die wässrige Lösung ist rechtsdrehend. Beim Kochen mit verdünnten Säuren verwandelt er sich in linksdrehenden Invertzucker (Gemenge von Dextrose und Laevulose).

Fruchtzucker, Laevulose, $C_6H_{12}O_6$, findet sich in den meisten süssen Früchten (auch im Honig) neben Dextrose, in Wasser leicht löslich, gährt mit Hefe langsamer als Dextrose.

Stärke, Amylum, $C_6H_{10}O_5$, ist in Wasser unlöslich, quillt in heissem Wasser zu Kleister auf, färbt sich mit Jod blau und geht unter dem Einflusse des diastasischen Fermentes in Traubenzucker über; ist im Pflanzenreiche weit verbreitet.

Dextrin findet sich vielfach in Pflanzen; es bildet sich leicht aus Stärke (s. Verdauung), ist leicht löslich in Wasser, wird durch Alkohol gefällt und färbt sich mit Jod roth.

Cellulose, $C_6H_{10}O_5$, unlöslich in Wasser, verdünnten Säuren und Alkalien, nur löslich in Kupferoxydammoniak, geht beim Kochen mit Schwefelsäure in Traubenzucker über. Wie die Stärke, im Pflanzenreich sehr verbreitet.

b) Fette.

Die Fette sind in allen Flüssigkeiten (den Harn ausgenommen), entweder in geringer Menge gelöst oder fein vertheilt (Emulsion), wie im Chylus und in der Milch, enthalten; in grosser Menge finden sie sich in den Fettzellen (Fettgewebe) abgelagert. Sie reagiren neutral, sind in Wasser unlöslich, leicht löslich in Aether und Chloroform. Ihrer chemischen Be-

schaffenheit nach sind die Fette Triglyceride, d. h. zusammengesetzte Aether des dreiatomigen Alkohols Glycerin mit den Fettsäuren. Bei der Behandlung mit Alkalien werden sie „verseift“, indem sich die Alkalien mit den Fettsäuren zu Seifen verbinden und unter Wasseraufnahme gebildetes Glycerin abgeschieden wird. Das Ranzigwerden der Fette beruht auf der Bildung freier Fettsäuren.

Die im Körper vorkommenden Fette sind:

1) Stearin $C_3H_5(C_{18}H_{35}O)_3O_3$.

2) Palmitin $C_3H_5(C_{16}H_{31}O)_3O_3$.

3) Olëin $C_3H_5(C_{18}H_{33}O)_3O_3$.

4) Butyrin $C_3H_5(C_4H_7O)_3O_3$ v. verw.

c) Stickstofffreie Säuren.

Die hier zu nennenden Säuren sind grösstentheils Fettsäuren und zwar:

1) Ameisensäure, CHO(OH); sie soll im Schweisse, Blute, Pankreas und in den Muskeln vorkommen.

2) Buttersäure, $C_4H_7O(OH)$, in der Butter an Glycerin gebunden; in freiem Zustande ist sie im Schweiss, im Dickdarminhalt und den festen Exkrementen gefunden worden.

3) Capron-, Capryl-, Caprinsäure ebenfalls mit Glycerin in der Butter frei, im Schweiss und den Faeces nach Fleischkost vorhanden.

4) Palmitin- und Stearinsäure in Verbindung mit Glycerin Bestandtheil des Fettes im Fettgewebe. Frei nur in pathologischen Produkten: zersetztem Eiter, in den Sputis von Lungengangrän.

5) Oelsäure, an Glycerin gebunden, kommt in allen Fetten des Thierkörpers vor.

Die beiden folgenden Säuren zählen nicht zu den Fettsäuren:

1) Gährungsmilchsäure, $CH_3 . CH\langle\begin{smallmatrix}OH\\CO_2H\end{smallmatrix} = C_3H_6O_3$, kommt theils frei, theils als milchsaures Salz im Dünn- und Dickdarminhalt, im Chylus und in der Milch vor.

2) Fleischmilchsäure findet sich in den Muskeln nach ermüdender Thätigkeit oder bei der Starre.

Erstes Kapitel.

Blut und Blutbewegung.

Das Blut ist die Flüssigkeit, welche in den weitverzweigten und den Thierkörper nach allen Richtungen hin durchziehenden Blutkanälen, den Blutgefässen, enthalten ist; es wird durch die Thätigkeit des Herzens in dauernder Bewegung erhalten und enthält alle diejenigen Stoffe in Lösung, welche zur Erhaltung des Körpers nothwendig sind. Diese Stoffe transsudiren durch die Blutgefässwände und ergiessen sich in die Gewebe, in denen sie als Ernährungsmaterial verwendet werden. Die stetige Ausgabe, die das Blut auf diese Weise erleidet, wird durch die Nahrungsaufnahme gedeckt, indem Nahrungsbestandtheile, in entsprechender Weise vorbereitet, in das Blut gelangen. Endlich werden noch auf gewissen Ausscheidungswegen, namentlich durch die Nieren und Lungen, Substanzen aus dem Blute fortgeführt, die als Auswurfsstoffe vollständig den Körper verlassen. So findet in dem Blute ein ständiger Wechsel seiner Theile statt.

Im Allgemeinen müssen alle diejenigen Stoffe, welche von dem Körper zu seinem Nutzen verwendet oder aus demselben entfernt werden sollen, in einem solchen Aggregatzustande sich befinden, dass sie in das grosse Sammelreservoir, das Blutgefässsystem, aufgenommen werden können; die ersteren namentlich aus dem Verdauungskanal, die letzteren aus den Geweben. Wo das nicht der Fall ist, bleiben sie nutzlos an jenen Orten liegen. —

Eine solche ernährende Flüssigkeit besitzen fasst sämmtliche Thierklassen bis hinunter zu den niederen Wirbellosen, mit Ausnahme der einzelligen Organismen, der Protozoën.

§ 1. Das Blut.[1]

Das Blut des Menschen und der übrigen Wirbelthiere (mit Ausnahme des niedersten Wirbelthieres, des Amphioxus lanceolatus) ist

[1] Vgl. F. Hoppe-Seyler. Physiologische Chemie, Abschnitt „Blut". 1879. A. Rollett. Blut und Blutbewegung in Hermann's Handbuch der Physiologie. Bd. IV. 1880.

gleichmässig roth und selbst in dünnen Schichten undurchsichtig, hat einen salzigen Geschmack, verbreitet einen eigenthümlichen Geruch, reagirt schwach alkalisch und hat ein spezifisches Gewicht von im Mittel 1055. Bei den Säugethieren, darunter beim Menschen und den Vögeln besitzt es eine, innerhalb enger Grenzen schwankende Eigentemperatur von 37—43° C.; beim Menschen 37—38° C.; beim Hunde häufig 38—39° C.; bei den Vögeln 41—43° C. Bei den Amphibien, Fischen, sowie den Wirbellosen entfernt sich die Temperatur des Blutes nur wenig von der des umgebenden Mediums.

Unter den Wirbellosen besitzen viele Ringelwürmer, wie der Regenwurm, rothes Blut; sonst ist es farblos oder gelblich, grün, violett und bläulich.

Das aus der Ader gelassene Blut **gerinnt** bei allen Wirbelthieren nach 2—10 Minuten; es gesteht zu einer gallertartigen Masse und presst aus sich eine klare, gelbliche Flüssigkeit, das Blutwasser, **Serum**, aus; das rothe Gerinnsel wird der Blutkuchen, **Placenta sanguinis**, genannt. Derselbe erhält in dem geronnenen Körper alle übrigen Blutbestandtheile eingeschlossen.

Die Blutkörperchen.

Das Blut, welches dem unbewaffneten Auge als eine homogene Flüssigkeit erscheint, enthält, wie zuerst Leeuwenhoeck (1673) mit Hülfe des Mikroskopes festgestellt hat, bestimmte morphotische Elemente, welche **Blutkörperchen** genannt werden, und die in der Blutflüssigkeit, dem **Blutplasma**, suspendirt sind. Man unterscheidet davon zwei Arten: die **rothen** und die **weissen** Blutkörperchen, von denen die letzteren ausserordentlich spärlich vertreten sind.

Die rothen Blutkörperchen. Die rothen Blutkörperchen, die Träger des rothen Blutfarbstoffes, sind beim Menschen kreisrunde, bikonkave Scheiben, Zellen ähnliche Gebilde ohne Kern und ohne Membran; sie erscheinen im durchfallenden Lichte grünlich, in dicker Schicht roth gefärbt; sie haben einen Breitendurchmesser von im Mittel 0,0033‴ und eine Dicke von 0,00062‴. Im Mikroskop von oben gesehen stellen sie platte Scheiben dar, die aber, durch Anstossen in's Rollen gebracht, sodass sie auf die Kante zu stehen kommen, biskuitförmig erscheinen, woraus ihre bikonkave Gestalt erkannt worden ist. Ein Kern wird dadurch vorgetäuscht, dass die vom Spiegel des Mikroskops durch sie fallenden Lichtstrahlen am Rande der Scheibe stärker gebrochen werden, damit dem Auge zum Theil verloren gehen und den Rand dunkler erscheinen lassen, als das Centrum, in welchem keine so starke Brechung und demnach kein solcher Verlust an Licht stattfindet. Das Fehlen einer Membran ist von Rollet durch folgenden Versuch dargethan worden: Lässt man

Blut in eine flüssige Leimlösung einfliessen und macht durch die erstarrte Leimmasse mit dem Messer Durchschnitte, so sieht man auch den Inhalt der rothen Blutkörperchen erstarrt, was nicht der Fall wäre, wenn eine Membran den schwer diffusiblen Leim in das Blutkörperchen einzudringen gehindert hätte.

Die rothen Blutkörperchen der übrigen Säugethiere sind, wie die des Menschen, von gleicher Beschaffenheit, nur sind sie etwas kleiner; beim Affen eben so gross, grösser nur beim Elephanten. Eine Ausnahme unter den Säugern machen das Kamel und das Lama, deren Blutkörperchen nicht rund, sondern oval sind. Bei den Vögeln erscheinen sie länglich oval, nicht bikonkav, sondern gewölbt, und mit einem Kern versehen. Bei den Amphibien kommen die grössten Blutkörperchen vor; sie sind ebenfalls oval, aber breiter; ihre Fläche ist etwas abgeplattet und sie besitzen ebenfalls einen deutlichen Kern; am grössten sind sie beim Proteus anguineus, wo sie schon mit unbewaffnetem Auge als kleine Pünktchen wahrgenommen werden können. Bei der Mehrzahl der Fische sind die Blutzellen rundlich oval, nicht viel länger als breit, während merkwürdigerweise die niedrigsten Fische, die Neunaugen, Blutkörperchen haben, ausserordentlich ähnlich denen des Menschen, sogar schwache bikonkave Scheiben, nur etwas grösser.[1]

In einem sehr frühen Stadium des Embryonallebens besitzen auch die rothen Blutkörperchen der Säugethiere einen Kern.

Physikalische Eigenschaften der rothen Blutkörperchen. Lässt man eine Portion frisch aus der Ader entleerten Blutes in einem hohen Glasgefäss stehen, so senken sich, besonders wenn die Gerinnung sehr langsam geschieht oder noch besser, wenn man das Blut durch Schlagen von dem gerinnenden Stoffe befreit, die rothen Blutkörperchen nach und nach vollständig zu Boden; darüber bleibt eine klare durchsichtige, leicht gelbliche Flüssigkeit, das Serum, stehen, welches von rothen Blutkörperchen vollkommen frei ist. Der Grund dieses Senkungsvermögens liegt darin, dass das spezifische Gewicht der rothen Blutkörperchen ein höheres ist, als das der Blutflüssigkeit. Die auf dem Boden des Gefässes befindlichen Blutkörperchen sind aneinander geklebt und erscheinen in Geldrollenform; übt man bei der Betrachtung unter dem Mikroskop auf das Deckgläschen einen Druck aus, so verändern sie ihre Form, erhalten ihre ursprüngliche Gestalt aber wieder, wenn der Druck aufhört. Ganz ebenso sind sie im Stande, sich unter verschiedenartigster Formveränderung durch sehr enge Kanäle hindurch zu zwängen, ohne ihre natürliche Form einzubüssen. Man schliesst daraus, dass ihre Oberfläche sehr klebrig und ihre Substanz weich und elastisch ist.

Der Bau der rothen Blutkörperchen kann durch folgende Mittel verändert oder selbst zerstört werden. 1) Erwärmt man das Blut auf 52° C., so fangen die Blutkörperchen zu schmelzen an und zerfallen in Trümmer, die sich in der umspülenden Flüssigkeit vertheilen (M. Schultze). 2) Bei Hinzufügung von konzentrirter Harnstofflösung treiben die Blutkörperchen Fortsätze, um schliesslich eben-

[1] Milne Edwards. Physiologie et Anatomie comparée Bd. I.

falls zu zerfallen (Kölliker). 3) Setzt man zu Blut Wasser hinzu, so quellen die Blutkörperchen auf, verlieren ihre bikonkave Form und werden kuglig; endlich tritt der gefärbte Inhalt in die umgebende Flüssigkeit, in der er sich auflöst, aus und das Gerüst des Körperchens, das Stroma, wird unsichtbar, kann aber durch Zusatz von Jodtinktur oder durch ganz verdünnte Chromsäure, in denen es sich gelb färbt, sichtbar gemacht werden (Rollet). Ebenso wie Wasserzusatz wirkt 4) wiederholtes Gefrieren und Wiederaufthauenlassen des Blutes, sowie 5) die Entladungsschläge einer Elektrisirmaschine, ferner Induktions- und konstante Ströme (Rollet, Neumann), endlich 6) Chloroform (Böttcher), Aether (v. Wittich) und die neutralen Alkalisalze der Gallensäuren (v. Dusch, Kühne). Bei Zusatz von Borsäure zu den Blutkörperchen von Tritonen zieht sich der gefärbte Inhalt von der Peripherie zurück und sammelt sich um den Kern, sodass das Blutkörperchen in zwei Abtheilungen getrennt erscheint; das eine, welches aus dem Kern und der rothen Substanz besteht, nennt Brücke Zooid, weil er es als den eigentlichen lebenden Leib des Körperchens betrachtet, das andere, farblose, nennt er Oikoid, indem er es für das Gehäuse hält, in dem das Zooid während des Lebens steckt. Unverändert erhalten sich dagegen die rothen Blutkörperchen längere Zeit in dünnen Lösungen neutraler Alkalisalze von einem bestimmten Konzentrationsgrade, so z. B. in schwefelsaurem Natron oder Kochsalz von 0·6 %.

Dieselbe Lösung der rothen Blutkörperchen erfolgt auch innerhalb der Blutgefässe, wenn man in dieselben genügende Mengen jener Substanzen einführt: immer erscheint danach blutiger Harn, der aber frei von rothen Blutkörperchen ist.

Zahl, Volum und Oberfläche der rothen Blurkörperchen. Nach den Zählungen von Vierordt[1], Welcker[2] und Malassez[3] sind in einem Kubikmillimeter menschlichen Blutes bei Männern etwa 5 000 000 bei Frauen etwa 4 500 000 Blutkörperchen enthalten. Ihre Zahl nimmt nach der Mahlzeit, nach wiederholten Aderlässen und nach längerem Hungern ab; ebenso bei Frauen während der Schwangerschaft, sowie in gewissen Krankheiten, der Chlorose und der Leukämie.

Das Volum eines rothen Blutkörperchens beträgt nach Welcker's annähernder Bestimmung 0,000000072 Kub.-mm; seine Oberfläche 0,00012 □mm. Die in 1 Kubik-Millimeter Blut enthaltenen Blutkörperchen besitzen demnach eine Gesammtoberfläche von 640 □mm und für die Blutkörperchen des gesammten Körperblutes des Menschen (dessen Menge zu 4400 Cc. angesetzt) berechnet sich eine Oberfläche von 2816 □m, das ist eine Quadratfläche, welche auf kürzestem Wege zu durchschreiten 80 Schritte kostet. Werden in einer Sekunde 176 Cc. Blut in die Lunge eingetrieben, so beträgt die Gesammtoberfläche der pro Sekunde in die Lunge eintretenden Blutkörperchen 81 □m.

Die Zählung der Blutkörperchen wird so ausgeführt, dass man ein kleines, genau bestimmtes Blutvolumen mit einer ebenfalls genau gemessenen Menge einer die Körperchen nicht zerstörenden Flüssigkeit (0·6 % Kochsalzlösung) verdünnt.

---

[1] Vierordt. Archiv f. physiologische Heilkunde Bd. XI.

[2] H. Welcker. Henle's und Pfeufer's Zeitschrift Bd. XX.

[3] Malassez. Archiv v. Brown-Séquard etc. 1874.

Davon wird eine kleine Menge in ein kalibrirtes Kapillarröhrchen aufgenommen, danach auf einen Objektträger ausgebreitet und werden die Blutkörperchen unter dem Mikroskop gezählt (VIERORDT, WELCKER, MALASSEZ).

Chemische Bestandtheile der rothen Blutkörperchen. Der wesentliche Inhalt der rothen Blutkörperchen ist der „rothe Blutfarbstoff“, das „Hämoglobin“, das in dem Gerüste des Körperchens, dem Stroma, eingebettet liegt. Seine hervorragendsten Merkmale sind: 1) die Fähigkeit, „Sauerstoff chemisch zu binden“; 2) das „spektroskopische“ Verhalten; 3) die Krystallisirbarkeit“ (FUNKE)[1], die entstehenden Krystalle heissen die „Blutkrystalle“; 4) der Gehalt an „Eisen“.

Das Hämoglobin besitzt die Fähigkeit, mit dem Sauerstoff eine lockere chemische Verbindung, Oxyhämoglobin, zu bilden, denselben aber auch wieder leicht abzugeben. Diese Aufnahme von Sauerstoff durch das Hämoglobin geschieht stets während der Athmung, wobei sich das Blut mit Sauerstoff sättigt, den es allmälig an die Gewebe des Körpers wieder abgiebt. Auch ausserhalb des Körpers erhält man die Verbindung sehr leicht durch Schütteln des Blutes mit Luft. Das Hämoglobin giebt den Sauerstoff schnell an leicht oxydirbare Körper ab, wie an Schwefelammonium, an weinsaures Zinnoxydul; selbst beim Schütteln des Blutes mit feiner Eisenfeile verliert es seinen Sauerstoff. Ebenso wird der Sauerstoff an den luftleeren Raum abgegeben, wie auch an Sauerstoff freie Gasgemenge, wenn z. B. Blut mit Stickstoff oder Wasserstoffgas geschüttelt wird. Endlich wird der Sauerstoff auch von Blutbestandtheilen selbst aufgezehrt (O-Zehrung des Blutes), denn Blut, das unter Luftabschluss längere Zeit steht, verliert denselben vollständig an leicht reduzirende Substanzen, die theils im lebenden Blute vorhanden sind (PFLÜGER, AL. SCHMIDT), zum Theil aber sich beim Stehen des Blutes gebildet haben (HOPPE-SEYLER).

Festere Verbindungen mit dem Hämoglobin, als die des Oxyhämoglobin es ist, gehen ein Kohlenoxyd (L. MEYER) und Stickoxyd (L. HERMANN). Diese Gase können sich der Reihe nach Volumen für Volumen ersetzen und bilden dem Oxyhämoglobin isomorphe Krystalle (s. unten).

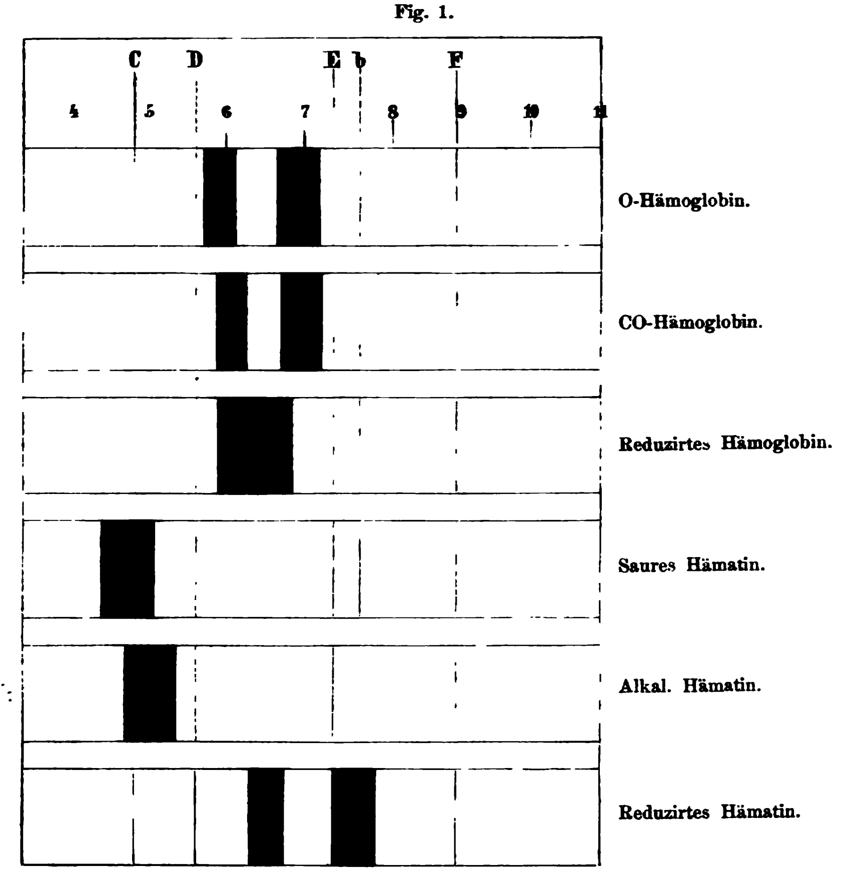
Das Oxyhämoglobin zeigt bei der Untersuchung im Spektroskop zwei Absorptionsstreifen zwischen den FRAUNHOFER'schen Linien D und E (HOPPE-SEYLER); reduzirt man das Oxyhämoglobin durch Schwefelammonium oder andere reduzirende Substanzen, so erhält man nur einen Absorptionsstreifen, der ebenfalls zwischen D und E liegt: STOKES Absorptionsband. Durch Schütteln des Blutes mit Luft lassen sich die beiden Absorptionsstreifen des Oxyhämoglobin wieder herstellen. Bei Einleiten von Kohlenoxyd, wodurch der Sauerstoff aus dem Blute verdrängt und das Oxyhämoglobin zu Kohlenoxydhämoglobin wird, erhält man ebenfalls zwei Absorptionsstreifen, die einander aber näher liegen als

[1] FUNKE. Zeitschrift f. rat. Medicin 1851.

beim Oxyhämoglobin, indem sich der Streifen von D deutlich gegen E nähert (s. Figur 1).

Das charakteristische optische Verhalten im Spektroskop ist dem Hämoglobin auch eigen, wenn es sich in seiner natürlichen Lage innerhalb des Blutkörperchens befindet.

Fig. 1.



Absorptionsspektra des Blutes und seiner Farbstoffe (nach KÜHNE).

Die grössere Festigkeit der Kohlenoxydhämoglobinverbindung gegenüber dem Oxyhämoglobin ist in forensischen Fällen von Wichtigkeit. Während man nämlich das Blut gewöhnlicher Leichen sauerstofffrei findet, weil nach dem Tode der Sauerstoff in der oben erwähnten Weise verbraucht worden ist, erscheint dagegen im Blute mit Kohlenoxyd Vergifteter das Hämoglobin in Verbindung mit Kohlenoxyd; — Differenzen, die einerseits die spektroskopische Untersuchung unterscheiden lehrt, andererseits die Thatsache, dass Kohlenoxydhämoglobin durch reduzirende Agentien nicht reduzirt werden kann (HOPPE-SEYLER).

Obgleich das CO-Hämoglobin eine festere Verbindung als O-Hämoglobin ist, gelingt es trotzdem durch anhaltendes Hindurchleiten von Sauerstoff resp. Luft das Kohlenoxydhämoglobin wieder in Oxyhämoglobin überzuführen (EULENBERG, DONDERS).

Die Krystallisirbarkeit des Hämoglobins ist den Blutarten aller Gefässprovinzen, sowie aller Thiere, aber in verschieden hohem Maasse eigen; Hämoglobin, das frei von Sauerstoff ist, krystallisirt schwerer, als sauerstoffhaltiges. Das Hämoglobin des Meerschweinchenblutes krystallisirt am leichtesten, am schwersten das des Schweinsblutes.

Die Krystalle des Hämoglobin sind prismatisch oder tafelförmig und gehören dem rhombischen System an; eine Ausnahme davon machen die Blutkrystalle des Eichhörnchens, die in hexagonalen Tafeln krystallisiren. Die Krystalle sind hell zinnoberroth oder ziegelfarben und lösen sich leicht in Wasser und Alkalien, ohne in letzterer Lösung ihre Krystallisationsfähigkeit einzubüssen; aus der wässrigen Lösung werden sie durch Hitze gefällt.

Alle Methoden, das Hämoglobin zu krystallisiren, beruhen darauf, die Blutkörperchen zu zerstören, um das Hämoglobin aus seiner Verbindung mit dem Stroma zu befreien, wie es durch Zusatz von Wasser, Chloroform, gallensauren Salzen u. s. w. zum Blute geschieht. Zur Darstellung von Blutkrystallen im Kleinen bringt man einen Tropfen Blut auf einen Objektträger, setzt etwas Wasser zu und überlässt denselben der Verdunstung. Man sieht nach einiger Zeit im Mikroskop Krystalle der oben beschriebenen Form.

Was den Eisengehalt des Hämoglobins betrifft, so enthalten 100 Theile Hundehämoglobin nach Hoppe-Seyler 53·85 C, 7·32 H, 16·11 N, 21·84 O, 0·39 S, **0·43 Fe**. Man ist im Allgemeinen der Ansicht, dass das Hämoglobin aus einem Eiweisskörper, dem Globulin, und dem eisenhaltigen Farbstoffe Hämatin zusammengesetzt ist, ohne indess anzunehmen, dass diese beiden Substanzen in dem Hämoglobin als solche präformirt vorhanden wären.

Zersetzungsprodukte des Hämoglobin. Die Zersetzung des Hämoglobin tritt schon spontan ein, wenn man es in einer wohlverschlossenen Flasche bei einer Temperatur über 0° stehen lässt und zwar um so langsamer, je niedriger die Temperatur ist; ferner beim Erhitzen, beim Zusatz von Säuren, Alkalien und Metallsalzen; sie ist kenntlich durch den Eintritt einer schmutzig braunrothen Färbung. Das Hämoglobin zerfällt in Hämatin und Globulin. Das Hämatin enthält in 100 Theilen Substanz 64·25 C, 5·50 H, 8·02 N, **8·02 Fe**, 12·60 O; es ist unlöslich in Wasser, Alkohol und Aether, leicht löslich in Alkalien, Säuren und angesäuertem Aether. Das Hämatin in saurer Lösung zeigt im Spektroskope einen Absorptionsstreifen in C, in alkalischer Lösung ebenfalls einen Streifen, der zwischen C und D liegt; behandelt man die alkalische Hämatinlösung mit reduzirenden Substanzen (wie oben), so zeigt die Lösung zwei Absorptionsstreifen zwischen D und b (s. Fig. 1). Das Globulin hat viele Reaktionen mit den übrigen Eiweissen gemein, ist aber doch von ihnen und selbst von dem Globulin der Augenlinse verschieden. — Aus eingetrocknetem Blute hat Teichmann die „Häminkrystalle“ in folgender Weise dargestellt: das durch Abschaben eines Blutfleckens erhaltene trockene Pulver wird auf ein Objektglas gebracht und demselben ein Krystall von Kochsalz und ein Tropfen von Eisessig zugesetzt; wird nun recht allmälig über einer Spirituslampe erwärmt, so erhält man kleine braunrothe, rhombische Plättchen. Geschieht die Erwärmung zu rasch, so entstehen nur kleine

Stäbchen. Die TEICHMANN'schen Krystalle sind besonders für forensische Zwecke, wo man häufig nur alte Blutflecken zur Untersuchung bekommt, von grosser Wichtigkeit. Nach HOPPE ist das Hämin salzsaures Hämatin. — Bleibt Blut, das aus den Gefässen in die umliegenden Gewebe ausgetreten ist, dort längere Zeit liegen, so bilden sich in dem Blutextravasat sogenannte Hämatoidinkrystalle von gelbrother Färbung (VIRCHOW), die mit dem Bilirubin, dem Farbstoff der Galle, identisch sein sollen.

Ausser dem Hämoglobin enthalten die rothen Blutkörperchen noch Globulin, Lecithin und Spuren von Cholestearin; von unorganischen Verbindungen enthalten sie vorwiegend Kalisalze und Phosphate, im Gegensatz zum Plasma, wo die Natronverbindungen vorherrschen, endlich Wasser.

Die weissen Blutkörperchen. Die zweite Art von Blutkörperchen, die farblosen oder weissen Blutkörperchen, sind 1770 von HEWSON entdeckt worden; dieselben sind mattgrau, fein granulirt, von sphärischer Gestalt, im Blute der Säugethiere stets grösser, als die rothen; von den elliptischen Formen der rothen Blutkörperchen der übrigen Wirbelthiere unterscheiden sie sich allein schon durch ihre sphärische Gestalt. Sie besitzen überall einen deutlichen, grösstentheils excentrisch gelegenen Kern, welcher bei Essigsäurezusatz noch schärfer hervortritt (häufig sind es zwei oder mehrere Kerne). Ihre Oberfläche scheint eine gewisse Klebrigkeit zu besitzen, denn man sieht dieselben, wo sie in grösserer Zahl vorkommen, zu runden Haufen ziemlich fest verklebt. Ein so ausgesprochenes Senkungsvermögen, wie die rothen Blutkörperchen besitzen sie nicht, denn beim Stehen des Blutes bleiben sie zunächst oben im Serum und senken sich erst nach längerer Zeit. Die farblosen Blutkörper finden sich überall im Blut der Wirbelthiere neben den rothen; ihr Verhältniss zu den letzteren beträgt nach den Zählungen von WELCKER, MOLESCHOTT, MARFELS u. A. 1:350.

Die Zahl der weissen Blutkörperchen schwankt in verschiedenen Zuständen ausserordentlich: im Alter nimmt ihre Zahl ab; bei Frauen ist sie kleiner als bei Männern, nur während der Schwangerschaft und Menstruation nimmt sie zu. Im nüchternen Zustande ist sie am kleinsten, am grössten nach einer eiweissreichen Mahlzeit. Unter pathologischen Verhältnissen, bei der von VIRCHOW zuerst beobachteten und Leukämie genannten Krankheit steigt ihre Zahl so, dass sich ihr Verhältniss zu den rothen auf 1:21—7 stellt.

Eine besonders wichtige und interessante Eigenschaft der weissen Blutkörperchen ist ihre Fähigkeit, ihre Gestalt zu verändern und Bewegungen auszuführen: Erwärmt man einen Tropfen eben entleerten Säugethierblutes auf dem heizbaren Objekttisch bis zu ca. 38° C., so fängt das weisse Blutkörperchen an, Fortsätze, wie kleine Füsschen, auszustrecken und mittelst derselben Lokomotionen auszuführen. Diese Bewegungen werden wegen ihrer Aehnlichkeit mit den Bewegungen der einzelligen Amöben „amöboide“ genannt; ganz wie diese Amöben können

sie mit ihren Fortsätzen Fett- und Pigmentkörnchen erfassen und ihrem Protoplasma einverleiben: man sieht sie dann mit Fett- oder Farbstoff beladen umherschwimmen.

Vermöge dieser amöboiden Bewegungen können die weissen Blutkörperchen, wie WALLER und COHNHEIM[1] entdeckt haben, die anscheinend impermeablen Wandungen der kleinen Blutgefässe, namentlich der Kapillaren durchdringen und den kreisenden Blutstrom verlassen, um ihre Wanderungen in dem umliegenden Gewebe fortzusetzen, ein Vorgang, der besonders im ersten Stadium der Entzündung beobachtet, offenbar von grosser Bedeutung für diesen Prozess sein muss. Der nähere Vorgang bei dieser „Auswanderung“ der weissen Blutkörperchen ist folgender: es liegt eines der weissen Blutkörperchen, die sich im Allgemeinen an der Gefässwand und nicht im Axenstrom fortzubewegen pflegen, an der Gefässwand an; nach einer geraumen Zeit sieht man, wie die Wandung nach aussen einen feinen Fortsatz aussendet, der sich verdickt, während die weisse Blutzelle im Gefäss ihrerseits kleiner wird, bis endlich von derselben im Gefäss nur ein kurzer Fortsatz noch vorhanden ist; endlich verschwindet auch dieser und das Blutkörperchen liegt in seiner ursprünglichen Form der Aussenseite des Gefässes an, um von hier aus noch weiter zu wandern.

Die chemische Beschaffenheit der farblosen Blutkörperchen lässt sich ihrer geringen Menge wegen nicht eruiren, wahrscheinlich sind sie ähnlich wie die rothen zusammengesetzt, nur fehlt ihnen der rothe Farbstoff.

Das Blut der Wirbellosen, wie das des niedersten Wirbelthieres, des Amphioxus, enthält keine rothen, sondern nur denen der Wirbelthiere identische weisse Blutkörperchen.

Das Blutplasma.

Unter Blutplasma, Liquor sanguinis, versteht man das Blut minus Blutkörperchen. Man erhält reines Blutplasma von Thieren, deren Blut sehr langsam gerinnt, namentlich wenn man die Gerinnung durch Temperaturerniedrigung noch mehr verlangsamt. Am besten eignet sich dazu in hohen Standgläsern gesammeltes Pferdeblut, das erst nach einigen Stunden gerinnt. In diesem Falle stellt das Blutplasma eine klare, durchsichtige, fast wasserhelle Flüssigkeit (die rothen Blutkörperchen liegen auf dem Boden) von schwach alkalischer Reaktion dar, die sich bei der Gerinnung stärker zusammenziehen kann als der Blutkuchen, und welche die Speckhaut (Crusta phlogistica) als oberste Schicht des Gerinnsels bildet; in ihr sind neben dem geronnenen Körper nur weisse Blutkörperchen vorhanden. Diese seine Gerinnungsfähigkeit ist die auffallendste Eigenschaft des Plasma.

[1] COHNHEIM. Ueber Entzündung und Eiterung. VIRCHOW's Archiv Bd. 40. 1867.

Die Gerinnung des Blutes. Die Gerinnung des Blutes, die dem Gesammtblute zukommt, ist eine Erscheinung, deren Ursache wesentlich nur im Blutplasma zu suchen ist. Dies lehrt schon ein Versuch von JOH. MÜLLER, in welchem das Filtrat eines durch Zuckerlösung verdünnten Froschblutes gerinnt, dessen Blutkörperchen auf dem Filter zurückgeblieben waren. Die Gerinnung besteht in der Ausscheidung eines unlöslichen Eiweisskörpers, des Faserstoffes oder Fibrins, aus dem Plasma. Mit der Ausscheidung des Faserstoffes geht einher eine Abnahme der Alkalescenz des Blutes (PFLÜGER und ZUNTZ), die wahrscheinlich auf der Bildung einer Säure beruht. Das Blutplasma besteht also aus dem Fibrin und dem Blutserum; das letztere wird durch die Zusammenziehung des Gerinnsels aus demselben als klare Flüssigkeit ausgepresst. Das Blut sämmtlicher Wirbelthiere besitzt die Fähigkeit zu gerinnen, aber in verschieden hohem Grade: das Blut des Menschen gerinnt schon nach wenigen Minuten, das der übrigen Thiere verschieden schnell.

Es giebt eine Reihe von Einflüssen, welche die Gerinnung befördern: 1) der Kontakt mit fremden Körpern und der Luft sowie die Bewegung, daher tritt sie früher ein beim Schütteln und Quirlen oder Schlagen des Blutes (durch Schlagen des Blutes verschafft man sich fibrinfreies, sogenanntes „defibrinirtes“ Blut; das Fibrin, das in Fäden gerinnt, bleibt an den schlagenden Stäben haften); 2) der Zusatz von wenig Wasser; daher kommt es, dass beim Entleeren einer Ader die letzten Partien schon gerinnen, während die ersten noch flüssig sind, denn der Rest mischt sich mit dem aus dem benachbarten Gewebe eindringenden Wasser; 3) höhere Temperaturen (37—38° C.) (HEWSON). — Verzögert wird die Blutgerinnung: 1) durch Reichthum des Blutes an Kohlensäure, daher gerinnt venöses Blut langsamer, als arterielles; 2) durch Entzündung des Körpertheiles; 3) im Erstickungsblut. Man erhält solches sauerstofffreies Blut, wenn man ein mit Blut gefülltes Thierherz, dessen Arterien und Venen man unterbunden hat, weiter arbeiten lässt; der Herzmuskel verbraucht dabei allen Sauerstoff; 4) durch Zusatz von Hühnereiweiss, Zuckerlösung, Säuren bis zur Neutralisation und durch viel Wasser; 5) durch Zusatz von Alkalien, ebenso durch Zusatz konzentrirter neutraler Alkalisalze, wie kohlensaurer, phosphorsaurer, schwefelsaurer Alkalien und Erden u. s. w.; 6) niedrige Temperaturen (DAVY). Die Angabe, dass Menstrualblut nicht gerinne, ist ein Irrthum (VIRCHOW, SCANZONI). Das Fibrin ist unlöslich: in Wasser, Alkohol und Aether; löslich: in Alkalien unter Bildung von Alkalialbuminat; ferner in Lösungen von Neutralsalzen, wie 6—8 % salpetersaures und schwefelsaures Natron; in verdünnten Säuren, besonders bei 60° C., zu Syntonin oder Acidalbumin. Ein charakteristischer Unterschied des Faserstoffes gegenüber den anderen Eiweisskörpern ist gegeben durch die Form seiner Gerinnung in Fäden. Die Menge des Fibrins ist angesichts der Thatsache, dass es das ganze Blut fest macht, sehr gering, es beträgt nur 0·1—0·3 %. Das farblose Blut der Wirbellosen hat ebenfalls die Fähigkeit zu gerinnen, der Blutkuchen ist aber bei Weitem weniger fest und presst aus sich kein Serum aus; so z. B. gerinnt das Blut bei den Krustaceen noch ganz gut, aber in den niederen Klassen, wo das Blut sehr wässrig wird, ist die Gerinnungsfähigkeit ausserordentlich gering und hört endlich ganz auf.

Nach AL. SCHMIDT's[1] Entdeckung ist der Faserstoff im Blute nicht präformirt, vielmehr bildet sich derselbe aus der chemischen Verbindung zweier anderer im Blute vorhandener Eiweisskörper, der „fibrinogenen“ und „fibrinoplastischen“ Substanz, unter dem Einflusse eines Fermentes, das im kreisenden Blute fehlt und das erst beim Ausfliessen des Blutes aus den Blutgefässen entsteht. Der Grundversuch, dem AL. SCHMIDT diese Ansicht über die Gerinnung entnommen hat, ist folgender: Die Höhlenflüssigkeiten, wie die des Pericardiums, der Pleuren u. s. w., welche namentlich in pathologischen Fällen sehr reichlich vorhanden sein können, pflegen spontan gar nicht oder nur sehr wenig zu gerinnen. Setzt man denselben aber Blut (defibrinirtes) hinzu, so tritt eine schnelle und feste Gerinnung ein. SCHMIDT folgerte, dass in diesen Flüssigkeiten ein Körper vorhanden sein müsse, der eine volle und ausgiebige Gerinnung erst herbeiführen könne bei Anwesenheit eines zweiten Körpers, welcher in dem zugefügten Blute anwesend wäre und nannte den ersteren fibrinogene, den letzteren fibrinoplastische Substanz. Weitere Versuche und Ueberlegungen führten noch zu der Annahme eines Fermentes. Diese drei Faktoren für die Blutgerinnung hat AL. SCHMIDT auch gesondert aus dem Blute darzustellen vermocht.

Die fibrinoplastische Substanz wird am besten aus defibrinirtem Blute oder dessen Serum gewonnen, indem man nach 10—15facher Verdünnung desselben einen starken Kohlensäurestrom hindurchleitet, durch den es ausgefällt wird. Wegen seiner grossen Aehnlichkeit mit dem Globulin der Augenlinse wird es Paraglobulin genannt. In Flocken erhalten ist dasselbe in reinem Wasser unlöslich, aber löslich in sauerstoffhaltigem Wasser, aus dem es durch einen Kohlensäurestrom wieder gefällt wird. Ferner ist es löslich in verdünnten Alkalien und Säuren, ziemlich löslich in verdünnten Neutralsalzen, aus denen es auf Wasserzusatz wieder ausfällt. Fibrinogen (Metaglobulin) erhält man aus fibrinogenen Flüssigkeiten oder aus verdünntem Blutplasma, dem durch Kohlensäure das Paraglobulin entzogen ist, durch nochmaliges Einleiten von Kohlensäure. Der Niederschlag unterscheidet sich schon der Form nach von dem vorigen: Fibrinogen bildet hautähnliche Massen, die sich an die Gefässwandungen anlegen. In seinen Löslichkeitsverhältnissen stimmt es mit dem Paraglobulin überein, nur dass es in allen Lösungsmitteln schwerer löslich ist.

Das Fibrinferment wird aus Blutserum dargestellt, welches bis zur völligen Ausfällung seiner Eiweisse mit absolutem Alkohol versetzt wird; der auf dem Filter gesammelte Niederschlag bleibt etwa 4—6 Monate unter absolutem Alkohol aufbewahrt. So werden die Eiweisse in Wasser unlöslich, während der Wasserextrakt das Ferment enthält, das von dem ihm noch anhängenden Eiweisse durch vorsichtiges Ansäuern mit Essigsäure gereinigt werden kann.

Jenes Ferment scheint sich durch chemische Prozesse aus den weissen Blutzellen zu bilden, welche beim Gerinnungsvorgange in grosser Menge zerfallen. Niedrige Temperatur hindert ebenso diesen Zerfall, wie die Fermentation selbst, trotz vorhandenen Fermentes; dasselbe leisten Salzlösungen (AL. SCHMIDT).

---

[1] AL. SCHMIDT. REICHERT's und DU BOIS-REYMOND's Archiv 1861 u. 1862.

Die Frage, weshalb das Blut in den Blutgefässen selbst nicht gerinne, ist von Brücke[1] dahin beantwortet worden, dass der lebenden Gefässwand gewisse gerinnungswidrige Eigenschaften zukommen, wie folgende zwei Versuche lehren. Lässt man ein mit Blut gefülltes Schildkrötenherz, dessen Ausführungskanäle unterbunden sind, weiter arbeiten, so ist das Blut in demselben noch nach 7—8 Tagen flüssig, während das aus einem zweiten Herzen entleerte, unter Quecksilber aufgefangene Blut sehr bald gerinnt. Wird ferner ein Stück eines Blutgefässes durch ein Glasrohr ersetzt, so gerinnt das Blut innerhalb dieser neuen Gefässwand sehr schnell. Nach Al. Schmidt müsste man annehmen, dass die lebende Gefässwand einen hemmungswidrigen Einfluss auf die Bildung der Fibringeneratoren ausübe.

Unter besonderen Umständen kommt es auch im Blutgefässe selbst zur Gerinnung und zwar 1) wenn die innere Oberfläche durch pathologische Veränderungen rauh und uneben, oder durch Verletzung in ihrer Kontinuität unterbrochen worden ist; 2) bei eintretendem Stillstand des Blutes nach Unterbindung des Gefässes (Thrombusbildung), wo die centralen Theile des Blutstromes dem Einfluss der Gefässwand entzogen sind; und 3) nach Injektion von aufgelöstem Blut in das Gefässsystem (Naunyn), wobei wahrscheinlich die Fibringeneratoren in fertiger Form injizirt werden.

Das Blutserum. Das Blutserum ist Blut ohne Blutkörperchen und ohne Fibrin, wie man es als diejenige Flüssigkeit erhält, welche Blut oder noch besser reines Plasma bei ihrer Gerinnung aus sich auspressen. Es ist eine klare, gelblich-weisse Flüssigkeit, von alkalischer Reaktion und einem spezifischen Gewicht von 1030, in der organische und unorganische Substanzen in Lösung enthalten sind. Von den organischen finden sich darin 8—10$^0/_0$ Eiweisskörper, und zwar 1) Serumeiweiss, das den Hauptbestandtheil der Eiweisse des Serums ausmacht; es gerinnt bei 70—75^0 C. und wird durch die Alkalien des Blutes in Lösung erhalten; 2) Reste von Paraglobulin, das durch Verdünnung und Behandlung mit Kohlensäure gewonnen wird (das Metaglobulin wird bei der Gerinnung vollkommen verbraucht); 3) Natronalbuminat, das man nach Entfernung des Paraglobulins durch Neutralisation mit verdünnter Essigsäure erhält. Ferner finden sich im Serum: 4) Fette und zwar neutral in feinsten Tröpfchen oder durch die Alkalien des Blutes verseift; daneben 5) Lecithin und Cholestearin durch die Seifen in Lösung erhalten, indess ist ihre Menge sehr gering; endlich 6) Kreatin, Harnstoff, Harnsäure, Carbamin- und Milchsäure; die Säuren sind alle an Alkali gebunden. Auch eine Spur von Zucker ist normal, und zwar etwa gleichviel im arteriellen, wie im venösen Blute (v. Mering) Von den unorganischen Bestandtheilen enthält das Serum vorzüglich

[1] E. Brücke. Vorlesungen über Physiologie Bd. I. S. 83.

Chlorverbindungen und Natronsalze; den Haupttheil bildet Kochsalz, daneben sind vorhanden phosphorsaures Natron, kohlensaures Natron und phosphorsaure Erden.

Hierbei ist aufmerksam gemacht worden (Maly), dass die im Blute vorhandenen kohlensauren und phosphorsauren Salze, welche die alkalische Reaktion des Blutes bedingen, obgleich sie Lackmus bläuen, theoretisch doch als saure Salze aufzufassen sind. Dieselben, namentlich das Natriumdiphosphat und das Natriumbicarbonat, $PO\begin{cases}OH\\ONa\\ONa\end{cases}$, $CO<\begin{matrix}OH\\ONa\end{matrix}$, enthalten nämlich je ein Hydroxyl, durch welches sie Basen zu binden vermögen. Andererseits enthält das Blut auch saure Salze, denn das Natriumdiphosphat wird in verdünnter Lösung durch CO_2 zu saurem Monophosphat (NaH_2PO_4), das neben dem alkalisch reagirenden Natrium bicarbonicum bestehen kann.

Die Farbe des Blutes.

Seine rothe Farbe verdankt das Blut nur dem in den rothen Blutkörperchen eingeschlossenen rothen Farbstoff, aber im Uebrigen erscheint es undurchsichtig, weil alles Licht von den konkaven Flächen der Blutkörperchen reflektirt wird. Das Blut besitzt also den Charakter einer „Deckfarbe“, d. h. es lässt selbst in dünner Schicht die Fläche, die es bedeckt, nicht durchscheinen. Sobald aber die Blutkörperchen aufgelöst sind und der Farbstoff aus ihnen ausgetreten ist, wird das Blut in dünnen Schichten durchsichtig, aber im auffallenden Lichte dunkler, weil ein grosser Theil des Lichtes durch die Lösung hindurchgeht; es erscheint dann „transparent“ oder „lackfarben“ (Rollett).

Im linken Herzen und den Arterien ist das Blut hellroth, im rechten Herzen und den Venen dunkelroth. Dieser Farbenunterschied beruht auf dem verschiedenen Gasgehalt des Blutes: das arterielle Blut enthält nämlich vorwiegend Sauerstoff, das venöse Kohlensäure, denn wenn man ausserhalb des Körpers Blut mit Sauerstoff oder Kohlensäure imprägnirt, so wird das erstere hellroth, das letztere dunkelroth. Die dunklere Farbe des venösen Blutes rührt indess nicht von der Anwesenheit der Kohlensäure, sondern von der Abwesenheit des Sauerstoffes her, denn die Entfernung des Sauerstoffes aus dem Blute genügt, um die dunkle Farbe hervorzurufen. Das sauerstofffreie Blut ist noch von einer anderweitigen Farbenveränderung begleitet, es wird nämlich dichroitisch und erscheint dadurch in dicker Schicht dunkelroth, in dünner grünlich. Kohlenoxydblut ist ziegelroth, während schwefelwasserstoffhaltiges Blut fast schwarz erscheint.

Die verschiedene Farbe des Blutes bei den Wirbellosen haftet nicht an den morphotischen Elementen, sondern kommt allein dem Serum zu und ist dieselbe häufig ganz zufällig, da sie von der Farbe der Nahrung dieser Thiere abhängt, sodass man die Farbe des Blutes willkürlich mit der Fütterung ändern kann.

Die Blutmenge.

Die Menge des im Körper enthaltenen Blutes wird nach der Methode von WELCKER[1], die auf der Färbekraft des Blutes beruht, bestimmt. Man entzieht dem Thier 1 Cc. Blut, verdünnt dieses mit einem gemessenen Volumen Wasser und erhält so eine Probeflüssigkeit von bestimmter Färbung. Hierauf wird das Thier getödtet, das aus den Blutgefässen ausfliessende Blut gesammelt, der Rest durch Ausspritzen der Gefässe mit Wasser und Auspressen des zerhackten Gewebes gewonnen. Diese beiden Quantitäten, sowohl das reine Blut, wie die sogenannte Waschflüssigkeit, werden ebenfalls mit gemessenem Wasservolumen so lange verdünnt, bis eine gleiche Menge in gleich dicker Schicht in durchfallendem Lichte dieselbe Farbe zeigt, wie die Probeflüssigkeit. Dividirt man das Gesammtvolumen der Lösung durch das Volumen der Probeflüssigkeit, so findet man, wie oft die in letzterer enthaltene Farbstoffmenge in der Gesammtlösung enthalten ist und damit auch die Blutmenge.

Auf diese Weise findet WELCKER die Blutmenge des Menschen $= {}^1/_{13}$ des Körpergewichtes, die eines neugeborenen Kindes $= {}^1/_{19}$, die der Hunde $= {}^1/_{13}$, der Kaninchen $= {}^1/_{18}$, der Vögel $= {}^1/_{11}$—${}^1/_{13}$ des Körpergewichtes, also das Verhältniss etwas grösser, als bei den Säugethieren, dagegen kleiner als bei den Amphibien $= {}^1/_{17}$; auffallend klein ist es bei den Fischen, wo es nur ${}^1/_{63}$ beträgt.

Die WELCKER'sche Methode wurde von HEIDENHAIN verbessert, welcher zeigte, dass arterielles und venöses Blut verschiedene Färbekraft besitzen; deshalb stellte er zwei Probeflüssigkeiten je aus arteriellem und venösem Blute dar, aus denen das Mittel gezogen wurde. Zur Ausspritzung der Gefässe bedient man sich anstatt des Wassers besser einer Lösung von 0·6 % Kochsalz (GSCHEIDLEN).

Die Blutgase.

Das Gesammtblut enthält 1) Sauerstoff und zwar locker chemisch gebunden durch das Hämoglobin der rothen Blutkörperchen als Oxyhämoglobin; 2) Kohlensäure, die theils physikalisch absorbirt, theils chemisch gebunden im Serum enthalten ist. Daneben 3) Stickstoff, physikalisch absorbirt, ohne jede Bedeutung für die vegetativen Vorgänge im Organismus (das Nähere s. in der Athmungslehre).

Quantitative Zusammensetzung des Blutes.

Für die quantitative Zusammensetzung des Pferdeblutes erhielt HOPPE-SEYLER folgende Zahlen:

[1] H. WELCKER. Prager Vierteljahrschrift 1854. Bd. IV. S. 63.

In 100 Theilen Gesammtblut:

Plasma	67.38	Blutkörperchen	32.62

In 100 Th. Plasma

Wasser	90.84
Feste Stoffe	9.16

Die festen Stoffe vertheilen sich auf die Einzelbestandtheile in folgender Weise

Faserstoff	1.01
Albumin (Serumeiweiss)	7.76
Fette	0.12
Extraktivstoffe	0.40
Lösliche Salze	0.64
Unlösliche Salze	0.17

In 100 Th. Blutkörperchen

Wasser	56.50
Feste Stoffe	43.50

100 Th. getrockneter Blutkörperchen (Hundeblut) enthalten

Eiweissstoffe	12.55
Hämoglobin	86.50
Lecithin	0.59
Cholestearin	0.36

§ 2. Die Blutbewegung.

Allgemeines. Das Blut befindet sich, um seine oben bezeichnete Aufgabe erfüllen zu können, in fortwährender strömender Bewegung innerhalb der Blutbahn. Insofern als das Blut während seiner Bewegung immer wieder an den Ort zurückkehrt, von dem es ausgegangen ist, bezeichnet man diese Bewegung als den „Kreislauf“ des Blutes. Die Haupttriebfeder für den Kreislauf bildet die rhythmische Thätigkeit des Herzens, das deshalb als das Centrum des Kreislaufs zu betrachten ist.

Beim Menschen bilden die Kreislaufsorgane ein in sich geschlossenes Röhrensystem, das Blutgefässsystem, welches vielfach verzweigt und mit elastischen Wandungen versehen ist. Das Herz theilt den Kreislauf in den mit Unrecht sogenannten grossen und kleinen Kreislauf, mit Unrecht deshalb, weil das Blut seinen Kreislauf erst beendet, wenn es den Weg durch den grossen und kleinen Kreislauf einmal zurückgelegt hat. Doch wird aus praktischen Gründen diese Unterscheidung beibehalten. Der grosse oder Körperkreislauf führt den Strom, welcher seinen Weg durch den ganzen Körper nimmt, von der linken Herzkammer ausgeht und in den rechten Vorhof einmündet. Der kleine oder Lungenkreislauf nimmt seinen Weg ausschliesslich durch die Lungen, geht von der rechten Herzkammer aus und mündet in den linken Vorhof. Im Herzen treten diese beiden Kreise mit einander in Verbindung und schliessen damit erst den grossen Ring zum Gesammtkreislauf.

Die Gefässe, welche das Blut vom Herzen fortführen, heissen die Arterien oder Schlagadern, diejenigen, welche das Blut zum Herzen zurückführen, die Venen oder Blutadern; Arterien und Venen sind mit einander durch die sehr feinen, sogenannten Haargefässe oder Kapillaren verbunden. Die Entdeckung des Kreislaufs verdankt man WILLIAM HARVEY (1619).

Der Werth dieser drei Gefässabschnitte Arterien, Kapillaren und Venen ist ein sehr verschiedener; während die Arterien und Venen wesentlich nur zu- und abführende Kanäle darstellen, erfüllt das Blut allein in den feinen, dünnwandigen Kapillaren seine physiologische Aufgabe des Austausches seiner flüssigen und gasigen Bestandtheile gegen die Umgebung. Die beiden Kapillarsysteme unterscheiden sich wesentlich dadurch von einander, dass in den Körperkapillaren das helle arterielle Blut in dunkles venöses, in den Lungenkapillaren umgekehrt das zuströmende dunkle venöse in helles arterielles umgewandelt wird.

I. Das Herz und seine Thätigkeit.

Das Herz des Menschen ist ein muskulöses Hohlorgan, das durch die Herzscheidewand, Septum cordis, in zwei Abschnitte, die man auch als rechtes und linkes Herz bezeichnet, getheilt ist. In dem ersteren ist das Blut dunkelroth, venös, in dem letzteren hellroth, arteriell. Jeder dieser beiden Theile besteht wieder aus dem Vorhof und dem Ventrikel, die durch das Ostium venosum mit einander in Verkehr stehen. So enthält das Herz 4 von einander getrennte Räume, die beiden Vorhöfe und die beiden Herzkammern, deren Kapazität nahezu gleich ist; sie beträgt je 8 Kub.-Zoll, also die Kapazität des ganzen Herzens 32 Kub.-Zoll (KRAUSE). Die Wände der vier Herzhöhlen sind von verschiedener Stärke: die beiden Vorhöfe sind viel dünnwandiger als die Ventrikel, in denen die Muskelbündel in mehreren Lagen über einander liegen; der linke Ventrikel ist etwa noch einmal so dick als der rechte. Die Scheidewand der Kammern hat gleiche Dicke mit der linken Kammerwand.

Die Muskeln des Herzens sind quergestreift und bilden mit einander vielfache Anastomosen. Ihr Verlauf ist ein sehr complizirter, doch steht fest, dass sie alle vom Annulus fibrocartilagineus entspringen und dass niemals Muskeln der Vorhöfe auf die der Kammern übergehen oder umgekehrt; dagegen gehen die Muskeln des einen Vorhofes oder der einen Kammer auf den anderen Vorhof oder die andere Kammer über. Die weitere Untersuchung ergiebt noch folgendes: Die Vorhöfe haben 1) ein System bogenförmiger Muskeln, welche von dem vorderen Umfange des Annulus zu dessen hinterem Umfange verlaufen; 2) ein System von Muskeln, die in horizontaler Richtung auf den vorigen rechtwinklig

stehen und zwar entweder um einen Vorhof oder um beide gemeinschaftlich herumgehen, sodass sie im letzten Falle Achtertouren beschreiben.

Die Muskelfasern des Ventrikels entspringen ebenso vom Annulus fibrocartilagineus; man unterscheidet: 1) Muskeln, die vom Annulus in die Papillarmuskeln umbiegen und in die Chordae tendineae sich inseriren; 2) Muskeln, die zum Annulus zurückkehren.

Der Verlauf der zum Annulus zurückkehrenden Muskeln ist verschieden. Die am linken Ventrikel entspringenden gehen schräg vom Annulus zur linken Kante herab, biegen auf die Rückseite um, verlaufen bis zum Sulcus longitudinalis posterior, biegen um die Herzspitze auf die vordere Fläche und verlaufen auf der inneren Fläche bis zum hinteren Umfange des Annulus. Ein anderer Theil, der am rechten Ventrikel entspringt, geht über die Vorderfläche beider Ventrikel hinweg zur linken Kante und verstärkt von da die vorigen. Ausserdem kommen noch einige schlingenförmig verlaufende vor.

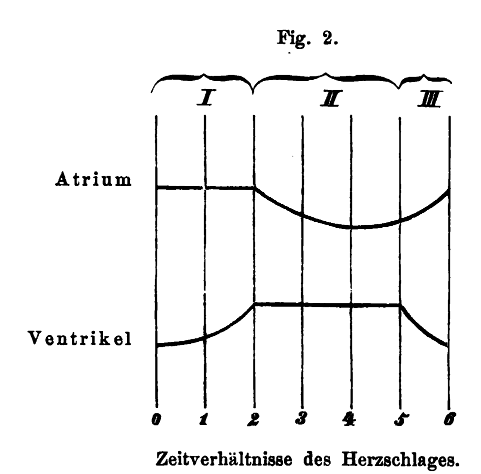
Einen sehr wichtigen Theil des Herzens bildet sein Klappenapparat. Der innere Ueberzug des Herzens nämlich, das Endocardium, stülpt sich im Ostium venosum da, wo es in den Vorhof übergeht, in die Höhle des Ventrikels ein und bildet eine Falte (zweiblättrig), welche durch Faserzüge aus dem fibrösen Annulus circularis (Ann. fibrocartilagineus) eine dicke mittlere Lage und damit eine Verstärkung erhält. Diese nach abwärts gerichtete Falte denke man sich in Zipfel geschnitten, so hat man die Klappen, welche durch die Chordae tendineae, sehnige Fäden an den mm. papillares, befestigt sind. Diese Befestigung gleicht vollkommen derjenigen, welche der freie Rand eines am Mastbaum fixirten Segeltuches durch Taue erhält, weshalb die Klappen, welche die Funktion von Ventilen verrichten, als Segelventile bezeichnet werden. Im rechten Ostium ist die Klappe dreizipflig, Valvula tricuspidalis, im linken ist sie zweizipflig, Valvula bicuspidalis s. mitralis. An der Wurzel der beiden Gefässe, welche das Blut aus den Ventrikeln fortführen, befinden sich ebenfalls Klappen, welche halbmondförmig sind und vollkommen den Wagentaschen gleichen; man nennt sie Valvulae semilunares, halbmondförmige Klappen oder Taschenventile.

Das Herz löst seine Aufgabe, das in den Blutgefässen eingeschlossene Blut in ein und derselben Richtung in Bewegung zu setzen, durch abwechselnde Verengerung und Erweiterung seiner Höhlen und zwar so, dass die Verengerung durch allseitige Kontraktion, die Erweiterung durch das Aufhören dieser Kontraktion herbeigeführt wird. Der nähere Vorgang dabei ist der, dass die beiden Ventrikel im Ruhezustande sich durch die venöse Oeffnung vom Vorhof mit Blut füllen, um dasselbe vermittelst ihrer Kontraktion durch die arterielle Oeffnung in die Gefässbahn, die Arteria pulmonalis und die Aorta zu pressen, während das Blut sich den Rückweg in den Vorhof sperrt, indem es selbst das Ventil schliesst. In gleicher Weise wird die Rückkehr des Blutes in die Ventrikel durch die

am Anfang jener beiden Gefässe befindlichen Ventile verhindert. So sind es nur die Ventrikel, welche im Sinne von Druckpumpen die Bewegung des Blutes unterhalten, während die Vorhöfe nur als Reservoirs dienen, um die Ventrikel ausreichend mit Blut zu speisen.

Herzschlag und Zeitverhältnisse desselben. Wird das Herz eines lebenden Säugethieres blossgelegt, so sieht man an demselben eine Reihe von Erscheinungen auftreten und in derselben Zeit wiederkehren, deren einmaligen Ablauf man den Herzschlag nennt. Diese Erscheinungen bestehen in abwechselnder Zusammenziehung und Erschlaffung der einzelnen Herztheile. Die aktive Zusammenziehung einer Herzabtheilung heisst die Systole, die Erschlaffung die Diastole und die Dauer eines Herzschlages umfasst die Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Systolen der Ventrikel. Die Bewegungen der korrespondirenden Abtheilungen beider Herzen, des rechten und des linken, geschehen synchronisch: es kontrahiren sich beide Vorhöfe oder beide Ventrikel gleichzeitig. Die Thätigkeit der Vorhöfe und Ventrikel ist alternirend: es kontrahiren sich erst die Vorhöfe (und zwar geht diese Kontraktion von der Einmündungsstelle der Venen aus) darauf, während jene erschlaffen, folgt die Kontraktion der Ventrikel, endlich tritt eine kurze Phase gleichzeitiger Erschlaffung ein, worauf sich von Neuem, während der Ventrikel noch in Ruhe verharrt, der Vorhof zusammenzieht u. s. w. Genauer sind die Zeitverhältnisse während eines Herzschlages von Kürschner[1] ermittelt worden. Nach demselben theilt man die Dauer eines Herzschlages in drei resp. sechs Abschnitte und findet, dass in den ersten zwei Sechsteln der Vorhof in Thätigkeit ist, während der Ventrikel ruht; in den nächsten vier Sechsteln ist Ruhe des Vorhofes, während der Ventrikel davon nur in den ersten drei Sechsteln in Thätigkeit ist, sodass er im vierten Sechstel gleichzeitig mit dem Vorhof sich in Ruhe befindet Das nebenstehende Schema (Fig. 2) erläutert den Vorgang der Zeitverhältnisse während eines Herzschlages; der horizontale

Fig. 2.



Zeitverhältnisse des Herzschlages.

[1] Kürschner. Herzthätigkeit in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. II.

Strich bedeutet die Systole, der Bogen die Diastole; die senkrechten Striche markiren die sechs Zeitabschnitte.

Man beobachtet die Herzthätigkeit am leichtesten beim Frosche nach Entfernung der vorderen Brustwand; um beim Säugethier dasselbe thun zu können, muss man künstliche Athmung unterhalten. Nur bei Kaninchen gelingt es, nach vorsichtiger Entfernung des Brustbeins ohne Läsion der Lungenpleuren die Herzthätigkeit ohne künstliche Athmung zu beobachten (GAD).

Bewegung des Blutes durch das Herz und Funktion der Klappen. Während der gemeinschaftlichen Diastole von Vorhof und Ventrikel strömt in beide aus den Venen Blut ein, indess füllen sich beide Herzabtheilungen nur mässig, weil der Druck, unter dem das Blut aus den Venen fliesst, ein sehr geringer ist. Mit dem Eintritt der Vorhofssystole, durch welche der Druck in demselben erhöht wird, sucht das Blut nach allen Punkten niederen Druckes auszuweichen; als solche kommen in Betracht die Atrioventrikularöffnung und die Veneneinmündungsstelle. In die Venen kann aber nichts zurückströmen, weil der Rückfluss durch eine stark entwickelte cirkuläre Muskellage um die Veneneinmündungsstelle beschränkt wird (LUDWIG), und weil die Zusammenziehung des Vorhofes von den Venen nach dem Ventrikel hin stattfindet, doch findet eine Unterbrechung des Blutstromes aus den Venen nach dem Vorhof statt (WACHSMUTH, DONDERS). So fliesst das ganze Blut durch das Ostium venosum in den Ventrikel, der sich stärker mit Blut füllt und zwar so lange, bis die nächste Kammersystole folgt. Sobald diese eingetreten und der Druck im Ventrikel bedeutend gesteigert ist, sucht das Blut nach dem Vorhof, wo ein niederer Druck herrscht, zurückzukehren und staut allseitig gegen die Ventrikularfläche der Klappenzipfel an, welche dadurch einander genähert werden und die Vorhofsöffnung verschliessen. Das Zurückschlagen der Klappenzipfel in den Vorhof verhindert ihre Befestigung durch die Chordae tendineae an den Papillarmuskeln, deren gleichzeitig mit der Ventrikelwand eintretende Verkürzung die Ränder der Klappenzipfel aneinanderdrängt, da die Sehnenfäden zweier entsprechender Seiten der Zipfel sich zu einem Papillarmuskel begeben, wodurch offenbar die Schlussfähigkeit des Ventiles erheblich gesteigert wird (REID, DONDERS). Daher bleibt dem Blute nur noch der Ausweg in die Arterien, in welche es denn auch unter hohem Drucke mit gleichzeitiger Eröffnung der am Anfang derselben befindlichen Semilunarklappen hineingetrieben wird. Hört die Systole auf, so sucht das in der Arterie unter hohem Drucke befindliche Blut in den Ventrikel zurückzukehren, fängt sich aber in den Taschen der Valvulae semilunares, die es von der Wand, der sie anlagen, gegen die Lichtung der Arterie drängt und schliesst damit die Arterie vom Ventrikel ab, bis die nächste Kammersystole diesen Verschluss wieder sprengt.

Man kann das Zustandekommen des Schlusses der beiden Klappenapparate des Herzens beobachten, wenn man durch die Aorta oder die Art. pulmonalis eines ausgeschnittenen Rinderherzens, dessen Vorhöfe entfernt sind, ein hohes Glasrohr in den Ventrikel einschiebt und dasselbe, nachdem es in vertikaler Stellung entsprechend befestigt ist, mit Wasser füllt. Man sieht dann deutlich, wie sich durch das in den Ventrikel unter Druck einströmende Wasser die Klappen schliessen (Baumgarten). Um den Schluss der Semilunarklappen zu sehen, wird die Aorta sammt den Klappen aus dem Herzen herausgeschnitten, in ihr peripheres Ende ein Glasrohr eingebunden und dasselbe mit Wasser gefüllt, wodurch die Klappen sich stellen und das Ausfliessen des Wassers verhindern, also vollkommen geschlossen sind.

Die Coronararterien, welche das Herz mit Blut versorgen, entspringen häufig, aber nicht immer, in dem Sinus Valsalvae so tief, dass ihre Einmündungsstellen während der Systole von den Klappen gedeckt werden; in Folge dessen können sie während der Systole nicht mit Blut versorgt werden, nur während der Diastole, wodurch die Ausdehnung des Ventrikels unterstützt wird (Brücke's „Selbststeuerung des Herzens"), doch wird sowohl diese Thatsache als ihr Werth für die Herzthätigkeit bestritten (Hyrtl, Ceradini).

Form- und Lageveränderung des Herzens bei seiner Thätigkeit. Während jeder Systole verkürzt sich das Herz in der Längsaxe, verschmälert sich in der Richtung von rechts nach links, wird dagegen in der Richtung von vorn nach hinten dicker. Diese Verdickung kommt dadurch zu Stande, dass die während der Diastole elliptische Basis des Herzens, deren grosser Durchmesser von rechts nach links liegt, durch die Systole kreisrund geworden ist. Die Formveränderung ruft eine Lageveränderung des Herzens hervor, die darin besteht, dass die Herzspitze sich nach vorn erhebt, indem nämlich die Axe des Herzens, welche in der Diastole mit der Basis einen stumpfen Winkel bildet, sich bei der Systole rechtwinklig gegen die jetzt kreisrunde Basis des Herzens stellt (Ludwig).[1] Innerhalb des Thorax, wo das Herz der vorderen Brustwand selbst anliegt, kann diese Lageveränderung der Herzspitze nur gering sein, wird jedenfalls aber ein Hervordrängen dieses Theiles der Thoraxwand zur Folge haben.

Das Herz erfährt noch eine Lageveränderung durch eine Drehung um seine Längsaxe von links nach rechts (Kürschner), wodurch die halbe Schraubenwindung, zu welcher Art. pulmonalis und Aorta von rechts nach links gedreht sind, abgewickelt wird. Doch ist das Zustandekommen dieser Drehung innerhalb des Thorax sehr zweifelhaft.

Der Herzstoss. Betrachtet man die vordere Brustwand eines Menschen oder legt den Finger im 5. Intercostalraume etwas innerhalb der Mammilarlinie, einer Geraden, welche vertikal durch die Brustwarze gezogen zu denken ist, an die Brustwand an, so sieht man eine periodisch wiederkehrende Erschütterung derselben oder fühlt ein mehr oder weniger

[1] Ludwig. Zeitschrift f. rationelle Medicin 1849. Bd. 7.

starkes Anstossen gegen den Finger. Diese ganze Erscheinung wird der Herz- oder Spitzenstoss genannt.

Der Herzstoss fällt mit der Systole zusammen, wird am meisten da gefühlt, wo die Herzspitze liegt und wird bei jeder Inspiration, namentlich wenn sie recht tief ist, schwächer. Die Ursache des Herzstosses liegt in jener Form- und Lageveränderung, welche das Herz bei jeder Systole erfährt: in der Verdickung des Herzens und der Erhebung der Herzspitze, wodurch ein Hervordrängen der korrespondirenden Stelle der Brustwand entstehen muss (Ludwig).

Nach Gutbrod und Skoda[1] ist der Herzstoss die Folge des „Rückstosses", den das Herz im Moment der Systole erfährt, wenn die Ventrikel sich in die Gefässe entleeren, ähnlich, wie eine abgefeuerte Kanone zurückschnellt. Es ist wahrscheinlich, dass beide Momente beim Zustandekommen des Herzstosses wirksam sind.

Herztöne. Wenn man das Ohr an die vordere Brustwand anlegt, so hört man zwei Töne, die sogenannten Herztöne, welche durch folgende Kennzeichen charakterisirt und von einander unterschieden sind: 1) der erste Ton ist dumpf und langgedehnt, der zweite ist heller und kürzer; 2) der erste Ton ist synchronisch mit der Systole des Ventrikels, der zweite mit dem Beginn der Diastole; 3) der erste Ton ist am deutlichsten wahrzunehmen an der Herzspitze in der Mammilarlinie des 5. Intercostalraumes, der zweite über den Ursprüngen der grossen Gefässe im dritten Intercostalraum; 4) man hört die Töne auch am blossgelegten Herzen nach Fortnahme der vorderen Thoraxwand.

Der zweite Ton entsteht durch die Schwingungen, in welche die halbmondförmigen Klappen durch die plötzliche Anspannung im Augenblick ihres Schlusses gerathen (Rouanet, Williams). Der erste Ton wurde ebenfalls von den Schwingungen abgeleitet, in welche die Valvulae venosae beim Schluss gerathen (Kiwisch), doch wird derselbe noch im ausgeschnittenen und blutleeren Herzen wahrgenommen (Ludwig und Dogiel); Ludwig hat ihn deshalb als Muskelton gedeutet, welcher bei der Systole des Herzens, wie beim Tetanus der anderen Muskeln, entstehen soll. Indess wird der erste Ton, wenn man durch das venöse Ostium einen Finger in den Ventrikel einführt und das Zustandekommen des Klappenschlusses hindert, etwas undeutlicher (Williams), sodass wohl beide Momente bei der Entstehung des ersten Tones mitwirken.

Die einzelnen Phasen der Herzthätigkeit können durch den „Kardiograph" von Chauveau und Marey sehr genau registrirt werden. Eine feine, mit Luft aufgeblasene Kautschukblase steht durch einen langen Gummischlauch mit einem Metallkästchen in Verbindung, dessen obere Seite durch eine feine, wenig gespannte Kautschuklamelle, auf welcher ein federnder Hebel ruht, geschlossen ist

[1] Skoda. Auscultation u. Percussion. 2. Aufl. Wien 1842.

(Trommel). Führt man die Kautschukblase durch die V. jugularis eines Pferdes in das Herz (Vorhof oder Ventrikel) ein, so wird durch die Kontraktion des Herzens die Luft in der Blase zusammengedrückt; dieser Druck theilt sich der Trommel mit und bewirkt eine Erhebung der Membran, durch welche der aufliegende Hebel in Bewegung geräth, die er auf einen berussten mit konstanter Geschwindigkeit rotirenden Cylinder aufschreibt. (Dieser mit dem Schreibhebel in Verbindung stehende Luftbehälter, der vielfach in der Physiologie als Registrirapparat Verwendung findet, heisst MAREY's „Tambour enregistreur" oder „Polygraph"[1].)

Um den Herzstoss des Menschen zu registriren, benutzt MAREY dasselbe Instrument, verwendet aber anstatt der Kautschukblase eine offene Holzkapsel, in welcher eine mit einer Elfenbeinplatte versehene Feder sich befindet. Die Holzkapsel passt luftdicht mit ihren Rändern auf die Herzgegend, und die federnde Elfenbeinplatte wird genau auf den Punkt eingestellt, wo der Herzstoss am deutlichsten fühlbar ist. Die Elfenbeinplatte wird nun durch den Herzstoss in Bewegung gesetzt, wodurch die Luft in der Kapsel in Schwingungen geräth, die sich dem Polygraphen mittheilen und von demselben aufgezeichnet werden.

Die Innervation des Herzens.

Bringt man ein ausgeschnittenes Froschherz unter eine Glasglocke und schützt es durch Wasserdämpfe genügend vor Verdunstung, so pflegt dasselbe noch viele Tage spontan fortzuschlagen. Daraus folgt offenbar, dass die Ursache dieser Bewegung im Herzen selbst gesucht werden muss. Diese Ursache besteht in bisher unbekannten Reizen, welche auf automatische Nervencentren wirken, die im Herzen gelegen sind und von denen der Muskelsubstanz die Anregung zur Bewegung mitgetheilt wird. Diese Nervencentren sind zuerst von REMAK nachgewiesen worden in Anhäufungen von Ganglienzellen, die in die Substanz des Herzens selbst eingebettet sind. Eine solche Anhäufung von Ganglienzellen liegt im Sinus venosus[2] des Froschherzens und wird der „REMAK'sche Ganglienhaufen" genannt; die zweite liegt im Septum atriorum und der Atrioventrikularfurche und wird der „BIDDER'sche Ganglienhaufen" genannt. Ihre Funktion lässt sich aus folgenden Versuchen von STANNIUS[3] ableiten: Legt man um das Herz eine Ligatur an der Grenze zwischen Sinus und Vorhöfen an, so steht das Herz sofort in Diastole still, nur der Sinus setzt seine Thätigkeit fort; doch folgt auf direkte mechanische Reizung der Herzsubstanz, sei es Vorhof oder Ventrikel, der gereizt wird, eine Reihe von Kontraktionen, die indess bald wieder auf-

[1] Vgl. MAREY. Du mouvement dans les fonctions de la vie. Paris 1868.

[2] Der Sinus venosus des Froschherzens stellt eine Erweiterung der in den rechten Vorhof einmündenden Hohlvenen dar und ist dadurch ausgezeichnet, dass er selbstständige rhythmische Pulsationen ausführt, welche denen der Vorhöfe voraufgehen.

[3] STANNIUS. Zwei Reihen physiologischer Versuche. J. MÜLLER's Archiv 1852.

hören. Wird eine zweite Ligatur zwischen Vorhof und Ventrikel angelegt, so bleibt der Vorhof zwar in Ruhe, aber der Ventrikel geräth wieder in rhythmische Thätigkeit. (Dasselbe leistet ein an den entsprechenden Stellen angebrachter Schnitt, der um so sicherer Stillstand von Ventrikel und Vorhof verursacht, je mehr zugleich von dem Vorhofe resp. der Vorhofsscheidewand durch den Sinusschnitt abgetragen wird [Löwit]).

Die Erklärung dieser Versuche ist folgende (J. Rosenthal): Alle Ganglienzellen des Herzens sind motorische Ganglienzellen, in welchen der Vorgang der Erregung entsteht, welcher durch sehr kurze Nervenfäden auf die Muskelfasern übertragen wird. Insofern als diese Ganglienzellen durch innere Reize erregt werden können und eine komplizirte Verrichtung anregen, nennt man einen solchen zusammengehörigen Zellenhaufen ein automatisches Nervencentrum (doch kann ein automatisches Centrum auch durch äussere Reize erregt werden, ein reflektorisches dagegen nur durch äussere Reize). Solche automatische Centren sind der Remak'sche und Bidder'sche Ganglienhaufen, die sich von einander nur durch verschiedene Erregbarkeit unterscheiden. Die Zellen des Remak'schen Centrums besitzen eine so hohe Erregbarkeit, dass bisher kein Reiz so klein gemacht werden konnte, dass er sie in Unthätigkeit gelassen hätte. Viel weniger erregbar sind die Ganglienzellen des Bidder'schen Haufens, welche nur durch stärkere Reize erregt werden können.

Man hat sich nun vorzustellen, dass der Remak'sche Ganglienhaufe das eigentliche automatische Centralorgan der Herzbewegungen darstelle, von dem aus alle Theile des Herzens erregt werden können, sodass nach Abtrennung desselben vom übrigen Herzen (1. Stannius'scher Versuch) dieses letztere in Diastole still stehen muss. Der Bidder'sche Ganglienhaufen dagegen ist ein accessorisches Centrum, welches nur bei stärkeren Reizen in Thätigkeit geräth und dann die verstärkte Herzarbeit, wie sie bei starker Körperanstrengung eintritt, herbeiführt. Steht das Herz in Folge des ersten Stannius'schen Versuches still, so geräth der Ventrikel nach Anlegung der Ligatur zwischen Vorhof und Ventrikel deshalb in Thätigkeit, weil sie als starker mechanischer Reiz den Bidder'schen Haufen erregt, welcher diese Erregung auf den Ventrikel überträgt. Eine Uebertragung auf den Vorhof kann nicht stattfinden, weil sich die Ligatur oberhalb des Ganglienhaufens befindet; fällt sie aber in seine Mitte, so können Vorhof und Ventrikel pulsiren oder der Vorhof nur allein, wenn sie unterhalb des Haufens zu liegen kommt.

Nach H. Munk kann die Reizung des accessorischen Centrums sehr einfach mit Hülfe einer Nadel geschehen, mit welcher man einen ziemlich umschriebenen Punkt in der Atrioventrikularfurche (Bidder'scher Haufen) sanft sticht; die Folge davon ist eine Reihe rhythmischer Pulsationen von Vorhof und Ventrikel.

Man hat von den beiden Ganglienhaufen den Remak'schen als das automatische und den Bidder'schen als das reflektorische Centralorgan bezeichnet (Bidder u. A.) mit der Annahme, dass das letztere stets von dem ersteren zur Thätigkeit angeregt wird, eine Ansicht, welche ebenfalls alle Erscheinungen zu erklären vermag, doch ist die oben vorgetragene einfacher.

Erwärmung erhöht die Thätigkeit des Froschherzens, Abkühlung setzt sie herab (Al. v. Humboldt). Abnorm hohe und sehr niedere Temperaturen (über 30—40° und unter 4—0° C.) vernichten die Thätigkeit des Froschherzens (E. Cyon, Schelske); am günstigsten sind niedere und mittlere Temperaturen bis 20° C. Wenn man ein Säugethierherz mit tetanisirenden Induktionsströmen reizt, so ver-

schwinden die rhythmischen Kontraktionen und es treten dafür höchst unregelmässige wellenförmige Bewegungen auf, während der Blutdruck sehr stark abnimmt (S. Mayer).

Gewisse chemische Körper beeinträchtigen resp. vernichten die Herzthätigkeit mehr oder weniger: Gallensäuren und deren Salze (Roehrig), Chloroform (Scheinesson), Digitalis (Traube), Kalisalze (Traube, Rosenthal).

Hemmungsnerv des Herzens. Wiewohl die Herzbewegungen durch ein im Herzen selbst gelegenes Centrum angeregt werden, so treten doch auch von aussen her an das Herz Nerven, welche den Rhythmus der Herzthätigkeit zu modifiziren vermögen. Zunächst ist es der N. vagus, dessen elektrische Reizung, wie Ed. Weber entdeckt hat, eine Verringerung der Schlagzahl oder einen Stillstand des Herzens in Diastole hervorrufen kann: es hemmt also dieser Nerv die Thätigkeit des Herzens, weshalb derselbe als „Hemmungsnerv" des Herzens bezeichnet wird. Während die Durchschneidung eines Vagus beim Hund, Kaninchen oder der Katze keine Veränderung des Herzschlages zur Folge hat, tritt nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung am Halse eine Beschleunigung des Herzschlages ein, die bei den verschiedenen Thieren verschieden gross ist. Daraus folgt: 1) dass das in der Medulla oblongata gelegene Vaguscentrum fortwährend Erregungen in der Bahn des N. vagus zum Herzen sendet und dessen Thätigkeit zügelt oder „regulirt" („Tonus" des Vaguscentrums); 2) dass die tonische Erregung auf einer Seite allein ausreicht, um das Herz in seiner Thätigkeit zu hemmen.

Der Vagustonus erscheint am stärksten beim Menschen, dem Hunde und der Katze, viel geringer beim Kaninchen und ist so gut wie gar nicht vorhanden beim Frosche, bei dem die doppelseitige Vagusdurchschneidung gar keine Vermehrung des Herzschlages hervorruft.

Bei Neugeborenen scheint die hemmende Wirkung des Vagus noch zu fehlen (Soltmann), worauf wohl die hohe Pulsfrequenz bei denselben zu beziehen ist.

Der Vagustonus wird erhöht: 1) durch Sauerstoffmangel in der Med. oblongata, es kann unter diesem Einfluss zum Herzstillstand kommen; 2) bei jedem Steigen des Blutdrucks in der Schädelhöhle; treten endlich Ernährungsstörungen ein, so ist umgekehrt Pulsvermehrung die Folge; 3) psychische Einflüsse, wie Schreck, können durch Vagusreizung Herzstillstand herbeiführen; 4) reflektorisch durch Reizung gewisser Unterleibsfasern, die auf sympathischen Bahnen verlaufen. Klopft man einen Frosch stark auf den Magen, so steht das Herz still (Goltz); waren vorher beide Vagi am Halse durchschnitten, so bleibt der Stillstand aus. Denselben Einfluss auf das Herz hat die Reizung des centralen Endes des Bauchstranges des N. sympathicus, des N. splanchnicus und des N. sympathicus am Halse; nach vorausgegangener Durchschneidung beider Vagi am Halse ist die Reizung ohne Erfolg (J. Bernstein). Es handelt sich in beiden Versuchen um dieselben Bahnen.

Der Vagustonus wird ferner noch reflektorisch erhöht durch Reizung sensibler Nerven (LOVÉN); so kann auch die Reizung des einen Vagus am centralen Ende eine Wirkung auf's Herz ausüben (v. BEZOLD, DONDERS). Herabgesetzt wird der Tonus reflektorisch durch Aufblasen der Lunge (HERING).

Einige Gifte üben einen sehr deutlichen Einfluss auf den Vagus aus: 1) Muscarin erregt die Vagusenden im Herzen und kann Herzstillstand verursachen (SCHMIEDEBERG und KOPPE); 2) Atropin lähmt die Vagusenden im Herzen und ruft Beschleunigung der Herzthätigkeit hervor (v. BEZOLD); 3) Nicotin wirkt erst erregend und dann lähmend (J. ROSENTHAL); 4) Curare lähmt den Vagus, namentlich in grösserer Dosis (CL. BERNARD, KÖLLIKER u. A.); 5) Digitalis erregt das Vaguscentrum und setzt dadurch die Schlagzahl des Herzens herab (TRAUBE); 6) Blausäure wirkt erst anregend und dann lähmend auf das Vaguscentrum (PREYER).

Beschleunigungsnerv des Herzens. Reizt man die Med. oblongata oder den unteren Theil des durchschnittenen Halsmarkes, so tritt eine Beschleunigung der Herzthätigkeit ein (v. BEZOLD), die unabhängig von der Herzbeschleunigung ist, welche durch die gleichzeitige Erregung der im Halsmark verlaufenden Gefässnerven hervorgerufen wird, denn sie tritt noch ein, wenn nach Durchschneidung der beiden Nn. splanchnici, in denen ein grosser Theil dieser Gefässnerven verläuft, dieser Einfluss aufgehoben ist. Diese Fasern kommen aus der Med. oblongata, wo sie ihr Centrum haben, laufen im Rückenmark herunter und verlassen dasselbe oberhalb des zweiten Brustwirbels durch die Rami communicantes, um in das erste Brustganglion, von da in den Plexus cardiacus und zum Herzen zu gelangen (M. u. E. CYON). Dieser Nerv wird als „Beschleunigungsnerv" oder „N. accelerans" cordis bezeichnet.

Bei gleichzeitiger Reizung des Hemmungs- und Beschleunigungsnerven sieht man am Herzen nur die Wirkung der Vagusreizung eintreten, die Wirkung der Acceleransreizung ist vollkommen ausgelöscht (BOWDITCH). Dagegen wirkt die Acceleransreizung, wenn sie durch einen Vagusreiz unterbrochen wurde, nach dem Verschwinden desselben ebenso weiter, wie wenn der Vagusreiz gar nicht vorhanden gewesen wäre (N. BAXT).

II. Die Blutgefässe und die Bewegung des Blutes in denselben.

Die Blutgefässe. Arterien, Kapillaren und Venen sind vielfach verästelte Röhren mit mehr oder weniger elastischen und zum Theil kontraktilen Wandungen. Die Verästelung beginnt an der Aorta, nimmt gegen die Kapillaren hin zu, wo sie am grössten ist, um in den Venen wieder abzunehmen; die Zweige dieser letzteren sammeln sich zu grösseren Stämmen, die als obere und untere Hohlvene in den rechten Vorhof münden. Die Verästlung geschieht dichotomisch und zwar in der Weise, dass die Summe der Querschnitte zweier Aeste, welche aus einem Stamme hervorgegangen sind, grösser ist, als der Querschnitt des Stammes selbst.

Eine Ausnahme hiervon findet sich nur an der Theilungsstelle der Aorta in die Art. iliacae, deren gemeinsamer Querschnitt geringer ist, als der der Aorta.

Die Elastizität kommt nicht allein Arterien und Venen, sondern auch den Kapillaren zu, doch ist sie am meisten in den Arterien entwickelt, deren Wand in ihrer mittleren Lage (Tunica media) elastische Elemente besitzt, die in den grossen Arterien viel reichlicher, als in den kleineren enthalten sind. In den Venen ist die Entwicklung der elastischen Elemente eine geringere, als in den Arterien, doch ist ihre Dehnbarkeit eine sehr grosse, weil ihre Wände sehr dünn sind. Kontraktilität besitzen nur die Arterien und Venen; erstere in viel höherem Grade als die letzteren. Sie verdanken diese Eigenschaft glatten Muskelfasern, die ringförmig in der mittleren Haut liegen und namentlich in den kleineren Arterien zu hoher Entwicklung gelangt sind (neben den ringförmigen sind auch längsgestellte Muskelfasern vorhanden, deren Zahl indess weit geringer ist, als die der cirkulären). Unter dem Einflusse von Nerven (s. unten) können die Muskeln in Thätigkeit gerathen und je nach ihrem Kontraktionszustande die Gefässe verengern oder erweitern und so die Blutvertheilung in den Gefässen beeinflussen. Doch hat diese Eigenschaft der Gefässe, ihre Lichtung selbstständig verengern und erweitern zu können, mit der Blutbewegung selbst nichts zu thun. In vielen Venen sind Klappen vorhanden, die den Blutstrom nur in der Richtung zum Herzen passiren lassen.

Die Blutbewegung. Bringt man das Pumpwerk, welches das Blut in Bewegung erhält, das Herz, auf irgend eine Weise (durch Reizung des peripheren Vagusendes) zum Stillstand, so hört in kurzer Zeit auch die Bewegung des Blutes in den Gefässen auf; es tritt ein Ruhezustand ein, der dadurch ausgezeichnet ist, dass das Blut überall unter gleichem Drucke steht. Ein Druck ist aber vorhanden, weil die in den Blutgefässen enthaltene Blutmenge grösser ist, als das Gefässsystem fassen kann, wenn seine Wände sich in elastischem Gleichgewichte befinden (Brunner). Sobald das Herz seine Thätigkeit wieder beginnt und durch die erste Systole eine bestimmte Blutmenge in die Arterien wirft, wird der Druck in denselben ausserordentlich steigen und eine Druckdifferenz gegen die übrigen Theile des Gefässsystems entstehen, die zur Folge hat, dass das Blut, welches, wie jede Flüssigkeit, das Bestreben hat, die Druckdifferenz auszugleichen, in Bewegung geräth und von den Punkten höheren Druckes (Arterien) zu den Punkten niederen Druckes (Kapillaren und Venen) zu strömen beginnt. Die Bewegung des Blutes ist die Folge der durch die Herzthätigkeit im Gefässsystem geschaffenen Druckdifferenz. Bei der rhythmischen Thätigkeit des Herzens sollte auch die Blutbewegung in den Gefässen nur rhythmisch sein, doch ist sie, wie man sich leicht über-

zeugen kann, kontinuirlich. Die Umsetzung der rhythmischen Herzthätigkeit in kontinuirliche Blutströmung in den Gefässen wird erzeugt: 1) durch die in den Blutgefässen vorhandenen Widerstände und 2) durch die schnelle Folge der Herzschläge (DONDERS). Die Widerstände sind gegeben: a) durch die Elastizität der Gefässwände, b) durch die grosse Reibung, welche das Blut in den kleinen Gefässen, namentlich des Kapillarsystems, zu überwinden hat. Durch diese Widerstände wird jener Ausgleich der Druckdifferenz zwischen Arterien und Venen verzögert, sodass durch die neue Systole eine neue Druckdifferenz entstehen kann, bevor die erste zum Ausgleich gekommen ist. Folgen die Herzschläge genügend schnell auf einander, so wird die Blutströmung in den Gefässen endlich eine vollkommen kontinuirliche sein und ein Gleichgewichtszustand in der Weise sich hergestellt haben, dass durch die Kapillaren nach den Venen soviel Blut abfliesst, als während jeder Systole aus dem Herzen in die Arterien geworfen wird (Dynamisches Gleichgewicht). Das Gleiche gilt für den Lungenkreislauf.

In den Arterien erscheint der Blutstrom noch komplizirter durch die stossweise Beschleunigung, welche man unter dem Mikroskop in den kleinen Arterien direkt sehen kann. Legt man den Finger an eine grössere, namentlich oberflächlich gelegene Arterie, so empfindet derselbe eine periodisch wiederkehrende Drucksteigerung und eine Ausdehnung der Arterienwand. Man nennt diese ganze Erscheinung, welche mit der Herzsystole nahezu zusammenfällt, den Puls. Er ist die Folge der positiven Welle, welche das Arterienrohr herabkommt und dadurch entstanden ist, dass die mit jeder Systole in die Aorta geworfene Blutmenge das in derselben schon vorhandene Blut zu verdrängen sucht, welches als inkompressible Flüssigkeit die nachgiebige Röhrenwand ausdehnt und so eine Bewegung hervorruft, die den nächstfolgenden Querschnitten mitgetheilt sich wellenförmig fortpflanzen muss in derselben Weise, wie die Welle sich fortpflanzt, die entsteht, wenn irgend ein Körper auf eine stehende Wasserfläche geworfen wird. Die Welle im Arteriensystem, Pulswelle genannt, unterscheidet sich von jener Welle dadurch, dass sie in einer Flüssigkeit abläuft, welche in einer geschlossenen Röhre fliesst und dass ihre Elemente nicht nur eine Lageveränderung, sondern gleichzeitig eine Ortsveränderung erfahren. Diese Verhältnisse sind von E. H. WEBER[1] eingehend auseinandergesetzt worden und lassen sich an seinem aus Kautschukröhren gebildeten Kreislaufsschema experimentell erläutern.

Die Pulswelle wird gegen die kleinsten Arterien hin sehr schwach und ist in den Kapillaren und Venen gar nicht mehr vorhanden. Dieses

[1] E. H. WEBER. Ueber die Anwendung d. Wellenlehre auf d. Lehre v. Kreislaufe d. Blutes etc. J. MÜLLER's Archiv 1851.

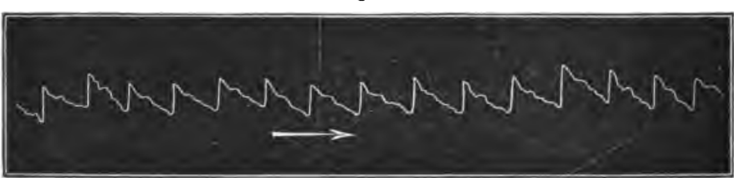
Schwächerwerden und schliesslich völlige Verschwinden' der Pulswelle ist die Folge der grossen Reibung, welche sie an den Wänden, und der Reflexion, welche sie an den Theilungsstellen der Gefässe erfährt.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle lässt sich mit der Uhr in der Hand ermitteln, indem man die Zeit bestimmt, welche vergeht, bis man den Puls in zwei ungleich weit vom Herzen entfernten Gefässen, z. B. der Art. maxillaris externa und der Art. dorsalis pedis, fühlt. Die zeitliche Differenz beträgt $^1/_6$—$^1/_7$ Sekunden und die Entfernung der Art. maxill. vom Herzen 150 Mm., die der anderen Arterie 1620 Mm., sonach die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Pulswelle ca. 10 Meter. Kennt man die Zeit t, welche die Welle braucht, um einmal um ihre Länge fortzuschreiten, die gleich ist der Dauer der erregenden Ursache, also gleich einer Systole, die $^1/_3$ Sekunde beträgt, so ist die Länge der Welle $L = v.\ t.$, wenn v ihre Fortpflanzungsgeschwindigkeit bedeutet, also = ca. 3 Meter; sie kann daher niemals vollständig ausschwingen (E. H. WEBER).

Durch jede Pulswelle wird das Arterienrohr, wovon man sich mit blossem Auge an einer freigelegten Arterie überzeugen kann, erweitert, um nach Ablauf der Welle zu seiner früheren Weite zurückzukehren. Genauer als durch die direkte Betrachtung wird der Vorgang bei der Fortpflanzung der Pulswelle durch den Sphygmographen wiedergegeben: ein Elfenbeinplättchen, das auf eine oberflächliche Arterie aufgesetzt wird, theilt durch eine elastische Feder die durch die ankommende Pulswelle bewirkten Hebungen und Senkungen einem einarmigen Fühlhebel mit, dessen Spitze seine Bewegungen auf einen rotirenden Cylinder (VIERORDT's Sphygmograph) oder auf eine vorbeiziehende Scheibe (MAREY's Sphygmograph) aufzeichnet.

Diese Zeichnung stellt eine Kurve dar, wie die in Figur 3, die aus periodisch wiederkehrenden Erhebungen und Senkungen besteht. Jede solche Erhebung und Senkung (aufsteigender und absteigender Theil der Kurve) entspricht einem einmaligen Ablaufe der Pulswelle. In dem absteigenden Theile beobachtet man

Fig. 3.



Sphygmographische Kurve.

regelmässig eine zweite kleine Erhebung, welche besagt, dass der normale Puls doppelschlägig (dikrotisch) ist (nicht selten erscheint er sogar dreischlägig, trikrotisch). Diese Erscheinungen können nicht durch die Eigenschwankungen des Fühlhebels hervorgerufen sein, weil auch das frei aus der Arterie spritzende Blut, wenn man an derselben eine Papierfläche vorbeizieht, Kurven von gleicher Form aufschreibt (LANDOIS' Hämautographie).

Die Dikrotie des Pulses ist die Folge der Vorwärtsbewegung, welche die Blutmenge macht, die beim Nachlass der Ventrikelkontraktion in denselben zurückzustürzen sucht, aber durch den Klappenschluss daran gehindert in Folge der elastischen Kontraktion der Arterienwand nach vorwärts geschoben wird (Landois). Eine andere Ansicht leitet die Dikrotie von der Reflexion des Pulses an den peripheren Enden der Arterien ab (Marey).

Hülfskräfte für die Blutbewegung.

Die Blutbewegung in den Venen, in denen die dem Blute durch das Herz ertheilte Triebkraft in Folge der grossen Widerstände, die auf dem bisherigen Wege zu überwinden waren, grösstentheils schon verbraucht ist, wird durch zwei Momente unterstützt: 1) durch die Aspiration des Thorax und 2) durch die Kompressionen, welche die Venen bei der Muskelzusammenziehung erfahren.

1) Die Aspiration des Thorax. Bei jeder Inspiration sinkt durch die Erweiterung des Thorax der Druck in demselben unter den Atmosphärendruck, d. h. er wird negativ. Derselbe negative Druck lastet auf dem im Thorax eingeschlossenen Herzen und auf den Wurzeln der grossen Gefässe. Da die ausserhalb des Thorax gelegenen Venen unter dem vollen Atmosphärendruck stehen, so muss bei jeder Inspiration eine Ansaugung des Venenblutes und damit eine Beschleunigung des Blutstromes nach dem Herzen hin stattfinden. Bei ruhiger Athmung, wo der intrathorakale Druck auch während der Ausathmung, wiewohl geringer, aber immer noch negativ bleibt (s. Athmung), übt der Thorax auch während dieser Respirationsphase eine Aspiration auf den Blutstrom aus. Dagegen wird bei angestrengter Ausathmung, durch welche der Druck im Thorax über den Atmosphärendruck steigt, der Abfluss des venösen Blutes nach dem Herzen gehindert sein müssen. In der That sieht man in diesem Falle die oberflächlichen Venen des Halses (Ven. jugul. externa) strotzend gefüllt.

Eine Folge der Aspiration des Thorax ist auch die Erscheinung, dass dem Herzen nahe gelegene Venen, deren Druck häufig auch schon negativ ist, wenn sie verletzt werden, Luft ansaugen, was den Tod des Individuums zur Folge haben kann.

2) Die Kompression der Venen. Bei jeder Muskelzusammenziehung werden die in den Muskeln oder ihrer Nähe liegenden Venen komprimirt und gezwungen, ihr Blut in der Richtung gegen das Herz hin zu entleeren, weil durch die Venenklappen der Weg in entgegengesetzter Richtung abgesperrt wird. In den Venen, die vor derartigen Kompressionen geschützt sind, wie z. B. die Venen im Schädel und die Vena portae, fehlen die Klappen.

Dieses Hülfsmoment ist für die Blutbewegung offenbar von weit geringerer Bedeutung, als die Aspiration des Thorax.

Das Venensystem kann so entwickelt sein, dass zur Fortbewegung des Blutes in demselben ein eignes venöses Herz angelegt worden ist (sog. Nebenherzen); ein solches findet sich an der Caudalvene des Aales (Caudalherz) und der Pfortader von Myxine. Hierher gehören auch die unabhängig vom Herzen auftretenden rhythmischen Kontraktionen der Ohrarterien des Kaninchens (M. Schiff) und der Venen in der Flughaut der Fledermäuse (W. Jones), deren Bedeutung indess noch nicht hinreichend aufgeklärt ist.

Blutdruck und Geschwindigkeit des Blutstroms.

Bei Flüssigkeiten, welche in Röhren fliessen und dieselben vollkommen erfüllen, hat man zu unterscheiden: 1) den Druck, unter dem sie fliessen und 2) die Geschwindigkeit der Strömung. Der Druck wird im Allgemeinen durch einen Druckmesser (Manometer) gemessen, ein Rohr, welches vertikal in die Wand jener Röhre eingelassen ist. Die Höhe, bis zu welcher die strömende Flüssigkeit in dem vertikalen Rohre aufsteigt, giebt den Druck an, unter welchem die Flüssigkeit fliesst (Druckhöhe). Die Geschwindigkeit der Strömung v wird bestimmt aus dem Querschnitt der Röhre q und der Flüssigkeitsmenge m, welche den Querschnitt in einer gewissen Zeit passirt; da $m = v.q$ ist, so ist $v = \frac{m}{q}$. Den Werth von q ermittelt man durch Messung, den Werth von m dadurch, dass man die Flüssigkeitsmenge bestimmt, welche in einer gewissen Zeit aus dem Ende der Röhre abfliesst.

1. Der Blutdruck.

Der Blutdruck nimmt, wie schon aus der obigen Darstellung hervorgeht, vom Anfang der Aorta bis zu den Hohlvenen kontinuirlich ab; wie gross der Druckunterschied zwischen diesen beiden Gefässabschnitten ist, ergiebt sich aus der Beobachtung, dass das Blut aus einer verwundeten Arterie mehrere Fuss hoch spritzt, während das Venenblut eben durch die Wunde ausfliesst. Die Grösse dieser Druckabnahme ist aber in den verschiedenen Strombezirken sehr verschieden; am schnellsten nimmt der Druck dort ab, wo die grössten Widerstände zu überwinden sind, d. i. in den Kapillaren, während die Druckabnahme in den Arterien und Venen langsamer geschieht.

In den Arterien nimmt der Druck von der Aorta bis zu den kleinen Arterien fortwährend ab (A. W. Volkmann[1]), wovon man sich überzeugen kann, wenn man gleichzeitig ein Manometer mit einer dem

[1] A. W. Volkmann. Die Hämodynamik. Leipzig 1850.

Herzen nahen und einer zweiten, dem Herzen entfernten Arterie verbindet oder wenn man nacheinander das Manometer in das centrale und periphere Ende der Carotis einsetzt. Im ersten Falle, wo eigentlich der Druck in der Aorta gemessen wird, findet man denselben = 214 Mm. Quecksilber, im zweiten Falle, wo man den Druck im Circulus arterios. Willisii misst, findet man ihn = 154 Mm. (Hund). Doch ist die Druckabnahme von den grossen zu den kleinen Arterien eine sehr allmälige und im Allgemeinen geringe.

Der Blutdruck steigt mit jeder Systole des Ventrikels, durch die jedesmal eine gewisse Blutmenge in die Arterien geworfen wird. Bei jeder Inspiration nimmt der Blutdruck ab und steigt bei jeder Exspiration, weil während der Inspiration das Blut durch die Aspiration des Thorax aus den Gefässen nach dem Herzen getrieben wird; umgekehrt ist das Verhältniss bei der Exspiration.

So finden in den Arterien fortwährende Druckschwankungen statt, die eine Angabe über die absolute Höhe des Blutdrucks unmöglich machen, weshalb nur der aus mehreren Bestimmungen abgeleitete mittlere Blutdruck berechnet zu werden pflegt. Der mittlere Blutdruck ist abhängig: 1) von der Blutmenge, welche in den Arterien vorhanden ist, und 2) von dem Kontraktionszustande der Gefässe. Die Blutmenge nimmt zu: a) durch energischere und häufigere Herzthätigkeit, b) durch Sistirung der Wasserabgabe aus dem Blute (ein Fall, der namentlich bei Nierenerkrankungen vorkommen kann). Der Kontraktionszustand der Gefässe wird verändert: a) durch Zunahme der Kontraktion der Ringmuskulatur: der Druck muss steigen/.b) durch Abnahme der Kontraktion der Gefässmuskeln: der Druck muss sinken (in den kleinen Arterien ist der Druck ein nahezu konstanter, wodurch eine gleichmässige Versorgung aller Theile möglich ist).

Bei Warmblütern beträgt der absolute Druck in der Aorta im Mittel 200 Mm. Hg., in der Carotis 140—160 Mm. (Volkmann; Ludwig). Bei den Kaltblütern ist der Druck viel niedriger und beträgt im Aortenbogen des Frosches 22—29 Mm. Hg., in einer Kiemenarterie des Hechtes 35—84 Mm. (Volkmann). (Dieser niedrige Druck bei den Kaltblütern beruht auf ihrer weniger kräftigen Herzthätigkeit.)

In den Kapillaren ist der Druck nicht direkt messbar, doch ist wahrscheinlich, dass derselbe gleich ist dem Druck in den kleinsten Arterien und Venen, deren Durchmesser unter 1 Mm. ist. Jedenfalls nimmt der Druck sehr rasch ab, weil der Blutstrom in den Kapillaren sehr grosse Widerstände zu überwinden hat.

Jede Aenderung des Druckes in den Arterien oder Venen ändert auch den Druck in den Kapillaren. Steigt nämlich der arterielle Druck in Folge von Verengerung der kleinen Arterien, so fällt der Druck in

den Kapillaren, während er steigt, wenn jener durch gesteigerte Herzthätigkeit erhöht ist. Alle Umstände, die den Abfluss des Blutes aus den Venen hemmen, steigern den kapillaren Druck, so namentlich Stauungen im Venensystem, wie sie als Folge von Herzfehlern auftreten.

In den Venen ist die Druckdifferenz zwischen peripheren und centralen Bezirken verhältnissmässig viel grösser, als in den Arterien: der Blutstrom in den Venen hat offenbar grössere Widerstände auf seinem Wege zu überwinden, als in den Arterien (Volkmann). So ist der Druck in der Vena cruralis 11·4 Mm. Hg., in der Vena brachialis 4·1 Mm., in einer peripheren Vene des Armes noch 9·2 Mm., daher kann das Blut aus der Wunde einer peripheren Vene noch im Strahle spritzen, während in den dem Thorax nahe gelegenen Venen sogar eine Aspiration von Luft stattfinden kann, weil dort der Druck (unter dem Einfluss der Aspiration des Thorax) negativ ist.

Der Druck in den Venen ändert sich mit der Herzthätigkeit: je energischer das Herz arbeitet, um so mehr Blut wird aus den Venen geschöpft und der Blutdruck wird sinken. Der umgekehrte Fall tritt bei langsamer Herzthätigkeit ein. Ebenso schwankt der Venendruck mit den Athembewegungen: bei jeder Inspiration sinkt er und steigt bei jeder Exspiration unter dem Einfluss der Aspiration des Thorax. Der Druck in den Venen wird jedesmal steigen, wenn der Abfluss des Blutes aus den Venen in das Herz durch Widerstände gehindert oder wenn die Saugkraft des Thorax beeinträchtigt ist. Das erstere ist, abgesehen von der Kompression der Venae cavae durch Geschwülste, der Fall bei der Stenose des rechten Ostium venosum; das letztere namentlich beim Lungenemphysem. In beiden Fällen erhält das rechte Herz wenig Blut, das sich grösstentheils in den weiten und nachgiebigen Venen ansammelt.

Endlich steigt der Druck in den Venen, wenn ihr Inhalt durch Muskelkontraktionen zusammengedrückt wird.

Im kleinen Kreislauf ist die Bestimmung des Blutdruckes wegen der damit verbundenen Eröffnung der Brusthöhle mit vielen Fehlern behaftet. Es verhält sich im Mittel der Druck in der Art. pulmonalis zu dem in der Carotis, wie 2:5 (Goltz und Gaule), eine Grösse, wie sie schon a priori zu vermuthen war aus dem geringen Querschnitt der Muskelwände des rechten Ventrikels und den viel geringeren Widerständen, welche der Blutstrom auf seiner kürzeren Bahn zu überwinden hat.

Methoden zur Bestimmung des Blutdruckes. Die oben angegebene Methode, den Druck einer Flüssigkeit zu bestimmen, welche in einer geschlossenen Röhre fliesst, wurde zur Messung des Blutdruckes zuerst von Hales (1748) angewendet. Poiseuille wandte eine U-förmige, mit Quecksilber gefüllte Röhre an, die durch einen Schenkel mit dem Blutgefäss in Verbindung gesetzt wird; er nannte dies Instrument „Hämodynamometer“. Dasselbe leidet an dem Uebel-

stande, dass das Blut darin sehr leicht gerinnt und das Auge den vielfachen Schwankungen des Quecksilbers nur unsicher folgt. LUDWIG wandte dasselbe Quecksilbermanometer an, indem er den mit dem Blutgefässe in Verbindung stehenden Schenkel mit einer die Gerinnung hemmenden Flüssigkeiten (konz. kohlensaures Natron) füllte und auf das Quecksilber im freien Schenkel einen Schwimmer setzte, der mit einem horizontalen Arme, welcher in eine Zeichenspitze ausläuft, versehen, die Schwankungen der Quecksilbersäule auf einen rotirenden Cylinder aufschreibt. Die Ordinaten der so erhaltenen Kurven geben die Höhe des Blutdruckes, die Abscissen die Zeit an. Dies Instrument ist das „Kymographion“, welches in Fig. 4 dargestellt ist: *C* ist das Quecksilbermanometer, welches durch den Schenkel *D* mit dem Blutgefässe in Verbindung steht; in dem andern Schenkel *E* befindet sich der Schwimmer, der oberhalb der Hülse *F* in den horizontalen Arm *G* ausläuft, dessen Spitze die Druckschwankungen auf der berussten Trommel *A* zeichnet, welche durch ein darunter liegendes Uhrwerk mit dem Pendel *B* in Rotation versetzt wird. Dieses Instrument bietet zwar den grossen Vortheil, dass es die absolute Höhe des Blutdruckes angiebt, dagegen werden Schwankungen desselben wegen der grossen Trägheit des Quecksilbers weniger genau wiedergeben. Diese letztere Aufgabe erfüllt das von FICK nach dem Prinzipe des BOURDON'schen Federmanometers konstruirte „Federmanometer“, das seinerseits nicht den absoluten Druck, sondern nur Druckschwankungen zeichnet. Dasselbe besteht aus einer C-förmig gebogenen hohlen mit Alkohol ge-

Fig. 4.



Kymographion von LUDWIG.

füllten Blechröhre, welche an ihrem unteren Ende mit dem Gefäss, am oberen Ende mit einem schreibenden Hebel so in Verbindung gesetzt ist, dass derselbe jede stärkere Erhebung des C, wie sie durch den sich aus dem Gefässe fortpflanzenden Druck bewirkt wird, auf den rotirenden Cylinder aufschreibt. Die Trägheit und die Eigenschwankungen des Apparates sind minimal.

Für den gleichen Zweck, wie der Fick'sche Apparat, kann auch Marey's Kardiograph benutzt werden, der freilich nur für grosse Thiere verwendbar ist.

2. Die Geschwindigkeit des Blutstromes.

Die Geschwindigkeit des kontinuirlichen Blutstromes nimmt von der Aorta und der Arteria pulmonalis bis zu den kleinsten Arterien kontinuirlich ab, ist in den Kapillaren am geringsten und nimmt in den Venen wieder zu, entsprechend dem allgemeinen Gesetze, dass die Geschwindigkeit eines Stromes umgekehrt proportional dem Querschnitt der Strombahn ist.

In den Kapillaren lässt sich die Geschwindigkeit am leichtesten beistmmen, indem man den durchsichtigen Schwanz von Froschlarven oder die Schwimmhaut der Froschpfote unter das Mikroskop bringt und die Zeit bestimmt, die ein bestimmtes rothes Blutkörperchen braucht, um eine gewisse Strecke zurückzulegen (E. H. Weber); die Geschwindigkeit beträgt 0·5 Mm. in der Sekunde. In der Flughaut der Fledermaus beträgt sie 0·2—0·8 Mm. in der Sekunde.

Bei der Betrachtung des Blutlaufes unter dem Mikroskope kann man sehen, dass die rothen Blutkörperchen in raschem Strome in der Mitte des Gefässes fliessen (Axenstrom), ohne mit der Wand in Berührung zu kommen. Zwischen dieser und den rothen Blutkörperchen bleibt eine farblose Zone, in der sich träge die weissen Blutkörperchen fortbewegen (Wandstrom). Es ist nicht bekannt, wodurch diese Trennung der geformten Elemente des Blutstromes hervorgerufen wird.

In den Arterien lässt sich die Geschwindigkeit nur mit Hülfe von Instrumenten ermitteln. Solche sind das „Hämodromometer“ (Volkmann), das „Hämotachometer“ (Vierordt), der „Hämodromograph“ (Chauveau) und die „Strohmuhr“ (Ludwig).

Die Geschwindigkeit ist ausserordentlich vielen Schwankungen unterworfen. Die mittlere Geschwindigkeit in der Carotis von Säugethieren beträgt 300 Mm., in der Aorta (berechnete Geschwindigkeit) 400 Mm. in der Sekunde (Volkmann). Die Geschwindigkeit wächst im Allgemeinen mit der Anzahl der Herzschläge in der Zeiteinheit, doch ist keineswegs eine Proportionalität zwischen Geschwindigkeit und Schlagzahl des Herzens vorhanden, denn nicht selten nimmt sogar die Geschwindigkeit bei steigender Pulsfrequenz ab. Diese grossen Schwankungen sind zum Theil abhängig von dem Kontraktionszustand der kleinen Arterien, deren Verengerung die Geschwindigkeit in dem entsprechenden Gefässgebiet verzögern, im umgekehrten Falle beschleunigen kann. Doch müssen noch

andere vorläufig unbekannte Faktoren thätig sein, welche die Geschwindigkeit beeinflussen (LUDWIG und DOGIEL).

Während eines Herzschlages ändert sich die Geschwindigkeit so, dass in den grossen Arterien unmittelbar nach der Systole die Geschwindigkeit sehr schnell zunimmt, dann beträchtlich (nicht selten bis auf Null) sinkt, um nach nochmaligem geringerem Ansteigen bis zum Minimum zu fallen. (Die zweite Beschleunigung entspricht der kleineren Erhebung in der sphygmographischen Pulskurve und soll mit dem Schluss der Semilunarklappen zusammenfallen — CHAUVEAU.) In den kleineren Arterien macht sich die Beschleunigung, welche an sich viel geringer ist, erst gegen Ende der Diastole geltend. In den kleinsten Arterien ist eine Beschleunigung nicht mehr gesehen worden.

In den Venen unterliegt die Geschwindigkeit so grossen Schwankungen, dass dem oben Gesagten nichts Wesentliches hinzuzufügen ist.

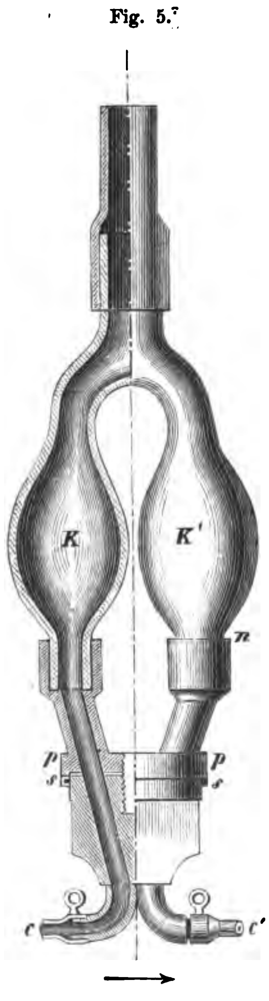
Die Blutmenge, welche in der Zeiteinheit durch einen Querschnitt der Strombahn fliesst und die überall die gleiche sein muss, lässt sich nach der Formel $m = q \cdot v$ (s. oben) berechnen. Dieselbe Blutmenge muss aber auch während jeder Systole in die Aorta geworfen werden (s. oben), sodass man die letztere ebenfalls nach jener Formel ausrechnen kann. Die Rechnung ist da am einfachsten auszuführen, wo die Bestimmung des Querschnittes der Strombahn noch am leichtesten möglich ist, d. i. in der Aorta. In der Formel $m = q \cdot v$ ist v, die Stromgeschwindigkeit in der Aorta, schon bekannt und q, der Querschnitt der Aorta, wird durch Messung bestimmt. Dividirt man noch qv durch die Anzahl der Pulsschläge in der Zeiteinheit, so findet man die während jeder Systole in die Aorta geworfene Blutmenge $= {}^{1}/_{400}$ des Körpergewichtes, also bei einem Menschen von 75 Kg = 187·5 Gramm (VOLKMANN).

Die Arbeit, welche jeder Ventrikel leistet, ist gleich der Blutmenge, welche er in die Arterien treibt, multiplizirt mit der Druckhöhe, bis zu welcher das ausgetriebene Blut aufsteigt (welche gleich ist dem Druck, unter dem das Blut in der Aorta fliesst), also unter Zugrundelegung einer durch jede Systole ausgetriebenen Blutmenge von 0·188 Kg und einer Druckhöhe von 3·21 Meter Blut (= 250 Mm. *Hg*) = 0·188. 3·21 = 0·60348 Kgmeter. Bei einer Pulszahl von 75 in der Minute beträgt die Herzarbeit während dieser 45·26100 Kgmeter und ist in 24 Stunden = 65175 Kgmeter.

Methoden zur Bestimmung der Blutgeschwindigkeit. Das „Hämodromometer" besteht aus einer haarnadelförmig gebogenen Glasröhre, deren beide Enden, welche durch ein enges Kästchen verbunden mit zwei Hähnen versehen sind, je in das centrale und periphere Ende eines Blutgefässes eingesetzt werden können. Werden die Hähne so gestellt, dass dem Blutstrom der Weg durch das Kästchen verschlossen ist, so nimmt er seinen Weg durch die Glasröhre und verdrängt die darin enthaltene Sodalösung in einer Zeit, die mit der Uhr in der Hand bestimmt wird. Aus der gleichzeitig bekannten Länge des zurückgelegten Weges berechnet man die Geschwindigkeit des Blutstromes. — Die „Stromuhr" ist eine Modifikation des vorigen Instrumentes. Sie besteht aus zwei birnförmigen, oben verbundenen Glasgefässen K und K' (Figur 5), deren Rauminhalt genau bekannt ist. Dieselben sind unten in eine Scheibe p eingefügt, die auf einer zweiten Scheibe s luftdicht aufgeschliffen und leicht drehbar ist. Durch diese beiden

Scheiben hindurch führen zwei metallene, die Glasgefässe verlängernde Röhren, die unten gegen die Axe des ganzen Instrumentes senkrecht gebogen in die Kanülen *c* und *c'* enden, die mit Hähnen versehen in das centrale und periphere Ende des Blutgefässes eingefügt werden können. Nachdem das Glasgefäss *K'* und die metallenen Röhrenstücke mit defibrinirtem Blute und das Glasgefäss *K* mit Oel gefüllt sind, wird das Instrument in die Arterie eingesetzt. Fliesst nun der Strom von *c* nach *c'*, so steigt das Blut in das Gefäss *K* auf und treibt das Oel nach *K'*. Sobald dasselbe in *n* angekommen ist, werden die Gefässe um 180° gedreht, sodass *K* an die Stelle *K'* kommt; aus dem letzteren wird das Oel wieder nach *K* verdrängt u. s. w. Aus der Zahl der Umdrehungen, welche die Stromuhr gemacht hat, berechnet man die in einer bestimmten Zeit durch sie geströmte Blutmenge und nach der Formel $v = \frac{m}{q}$ (s. oben) ihre Geschwindigkeit. An Stelle der Glaskugeln setzt Pflüger zwei cylindrische graduirte Röhren, mit deren Hülfe man genau die Zeit messen kann, in denen gleiche kleinere Blutmengen ausfliessen. — Das „Hämotachometer“ und der „Hämodromograph“ sind Strompendel, die im Blutstrome beweglich aufgehängt sind und von diesem entsprechend ihrer Geschwindigkeit Ablenkungen erfahren, deren Grösse von einem Gradbogen, auf dem sie spielen, abgelesen werden kann. Beide Instrumente sind vorher empirisch graduirt.

Fig. 5.



Stromuhr.

Um die Stromgeschwindigkeit beim Menschen zu ermitteln, hat A. Fick den Kastenpulsmesser von Poiseuille in folgender Weise verbessert. Während letzterer, um die Volumenveränderungen in der Arterie zu bestimmen, eine freigelegte Arterie in ein mit Wasser gefülltes Kästchen legte, dessen Niveauschwankungen durch ein luftdicht aufgesetztes Steigrohr angegeben wurden, legt der erstere eine ganze Extremität (Arm) in eine mit Wasser gefüllte Glas- oder Blechkapsel, welche luftdicht abgeschlossen mit einem Kymographion in Verbindung steht. Die mit jeder Systole eintretenden Volumenschwankungen zeigen, dass die mittlere Geschwindigkeit in den Arterien während jeder Systole grösser ist, als in den Venen. Eine weitere Verbesserung dieses Instrumentes ist der „Plethysmograph“ (A. Mosso).

Bestimmung der Umlaufszeit des Blutes. Um die Zeit zu bestimmen, welche ein Bluttheilchen braucht, um einmal den Weg durch den ganzen Kreislauf zurückzulegen („Umlaufszeit“), injizirt man in das centrale Ende einer Vene ein durch seine Reaktion leicht kenntliches Salz, z. B. Ferrocyankalium, und lässt aus dem peripheren Ende derselben Vene von fünf zu fünf Sekunden Blutproben in Schälchen, die Eisenchlorid enthalten, tropfen. Die beiden Salze geben einen

Niederschlag von Berlinerblau, wodurch die gewünschte Zeitbestimmung leicht ausführbar ist (HERING, VIERORDT). Die Umlaufszeit beträgt beim Pferde 31, beim Hunde 16·7, beim Kaninchen 7·79 Sekunden; beim Menschen ist sie auf 23 Sekunden berechnet (VIERORDT).

Puls und Pulsfrequenz.

Da der Puls der Ausdruck für die Herzthätigkeit ist, so kann man sich in jedem Augenblick über letztere unterrichten, wenn man den Puls an den leicht zugänglichen oberflächlich gelegenen Arterien, wie Art. carotis oder radialis, untersucht. Die Kenntniss des Pulses ist namentlich in der Pathologie von grosser Bedeutung, und derselben verdankt man die Kenntniss einer Reihe von Pulsarten, die man als „Pulsqualitäten" bezeichnet. Man unterscheidet: 1) den Pulsus frequens und Pulsus rarus, je nach der Zahl der Pulsschläge in der Minute; er hängt ab von der Anzahl der Kontraktionen, die der Ventrikel in der Minute macht. 2) den Puls. celer. und den Puls. tardus, je nachdem die Pulswelle, die man an den Finger anschlagen fühlt, sehr schnell oder sehr langsam abläuft (nicht zu verwechseln mit dem vorigen); er giebt ein Bild von der Geschwindigkeit der Kontraktion des Ventrikels; 3) den Puls. magnus und Puls. parvus je nach der Grösse der Ausdehnung, welche das Gefässrohr erfährt; er hängt ab von der Blutmenge, welche in die Arterien geworfen wird und giebt ein Bild von der Energie der Herzthätigkeit; 4) den Puls. durus und Puls. mollis, je nach der Stärke des Druckes, den man anwenden muss, um das Arterienrohr mit dem Finger zusammenzudrücken und das unterhalb der Druckstelle gelegene Gefässrohr pulslos zu machen; er hängt ab von der Grösse des Druckes in dem Gefässe.

Die mittlere Pulsfrequenz beträgt beim Erwachsenen 70—75, beim Neugeborenen 140 in der Minute; sie ist im Allgemeinen bei jüngeren Individuen höher, als bei Erwachsenen. Die Pulsfrequenz ist sehr vielen Schwankungen unterworfen und verändert sich: 1) durch Bewegung und Muskelanstrengung; bei raschem Gehen und Laufen nimmt sie zu, ist im Stehen höher als beim Sitzen und am niedrigsten bei horizontaler Lage des Körpers; 2) mit der Temperatur; sie steigt und fällt mit derselben; 3) mit der Respirationsphase; sie ist während der Inspiration höher, als während der Exspiration; 4) bei Gemüthsbewegungen (durch Einfluss auf die Nn. vagi); 5) nach dem Geschlecht; sie ist beim männlichen Geschlecht geringer als beim weiblichen; 6) mit der Länge der Person; sie fällt bei kleinen Personen höher aus, als bei grossen Personen; 7) mit der Nahrungsaufnahne; sie steigt bei jeder Mahlzeit; 8) mit der Tageszeit; sie nimmt am Morgen nach dem Aufstehen zu, sinkt von 9 Uhr bis Nachmittags von 1—2 Uhr, steigt dann

bis ca. 6 Uhr, wo sie am höchsten ist, und sinkt bis zu Mitternacht auf ihr Minimum.

Bei den Kaltblütern ist die Pulsfrequenz kleiner als bei den Warmblütern.

Die oben angeführten Gifte, die Herz und Vagus beeinflussen, werden in entsprechender Weise auch die Pulsfrequenz verändern müssen.

Innervation der Blutgefässe.

Cl. Bernard[1] machte zuerst die Beobachtung, dass Durchschneidung des N. sympathicus am Halse konstant eine Erhöhung der Temperatur des Ohres der verletzten Seite zur Folge hat; er bemerkte ferner, dass die Durchschneidung eine merkliche Erweiterung der Arterien und eine stärkere Füllung derselben, sowie der Kapillaren hervorruft, dass hingegen Reizung des obersten Halsganglions das Gegentheil bewirkt: Verengerung der Gefässe und Herabsetzung der Temperatur. Hört die Reizung auf, so kehren die früheren Verhältnisse wieder. Es folgt daraus, dass im Halssympathicus Nervenfasern zu den Ohrgefässen verlaufen, die die Ringmuskulatur beständig im Zustande mässiger kontinuirlicher Erregung (Gefässtonus) erhalten. Ihre Durchschneidung hebt den Tonus auf und führt zur Erweiterung der Gefässe mit konsekutiver Blutüberfüllung und Temperatursteigerung; Reizung kann ihr Lumen fast verschwinden machen und ruft Blutmangel und Temperaturerniedrigung hervor. Solche „vasomotorische“ Nerven kommen indess nicht allein den Gefässen des Ohres, sondern wie Cl. Bernard, Schiff, Brown-Séquard, Ludwig u. A. gezeigt haben, sämmtlichen Gefässen zu, welche durch sie ebenso wie die Ohrgefässe in einem beständigen mässigen Tonus erhalten werden. Sie verlassen das centrale Nervensystem auf cerebralen, spinalen und sympathischen Bahnen, um sich zu den betreffenden Gefässen zu begeben.

Durchschneidet man das Halsmark, so erfolgt eine Erweiterung sämmtlicher Gefässe, wie man beim Frosche unter dem Mikroskop sehen oder bei Säugethieren aus dem rapid fallenden Blutdrucke schliessen kann. Unverändert bleiben nur die Gefässe des Kopfes. Man muss daraus folgern, dass alle Gefässnerven in ein Centrum zusammenfliessen, das oberhalb des Halsmarks gelegen ist. In der That findet sich in der Med. oblongata eine Stelle, deren Reizung eine Kontraktion sämmtlicher kleiner Arterien und damit eine bedeutende Blutdrucksteigerung zur Folge hat, also ein „vasomotorisches Centrum“, das beständig sich in mässiger Erregung befindet (Ludwig und Thiry). Dieser Tonus des vasomotorischen Centrums kann erhöht werden: 1) durch Sauerstoffmangel

[1] Leçons sur la physiologie et la pathologie du systeme nerveux. Bd. II. 1858.

in der Med. oblongata; 2) durch psychische Erregung: 3) durch Reizung sensibler Nerven (Lovén). Der Tonus kann aufgehoben werden durch Reizung des N. depressor (Ludwig und Cyon).

Neben dem grossen in der Med. oblongata gelegenen vasomotorischen Centrum scheinen noch vasomotorische Centren im Verlaufe des Rückenmarkes vorzukommen (Schiff). Denn ist das Lendenmark vom übrigen Mark getrennt worden und ist die danach auftretende Hyperämie in den hinteren Extremitäten des Hundes nach einigen Tagen wieder verschwunden, so tritt dieselbe nach der völligen Zerstörung des Lendenmarkes von Neuem wieder ein (Goltz).

Der Kontraktionszustand der Gefässe wird indess nicht nur von gefässverengernden, sondern auch von gefässerweiternden („vasodilatatorischen") Nerven beeinflusst. Gefässerweiternde Nerven verlaufen in den Fasern der Chorda tympani (s. Speichelsekretion) zu der Unterkieferspeicheldrüse; ihre Reizung erweitert die Gefässe dieser Drüse (Cl. Bernard); die gefässverengernden Fasern für die Drüse verlaufen im Halssympathicus. Ebenso befinden sich in den Nn. erigentes Fasern, deren Reizung die Gefässe des Penis erweitert (Eckhard), während der N. pudendus die gefässverengernden Fasern für denselben Gefässbezirk enthält (Lovén). Zu den übrigen Gefässbezirken verlaufen vasomotorische und vasodilatatorische Nerven in demselben Nervenstamme (doch ist noch nicht sicher, ob alle Gefässgebiete von beiden Nervenarten beherrscht werden). Die vasodilatatorischen Nerven sind im N. ischiadicus des Hundes durch folgende Versuche ermittelt worden: 1) Durchschneidet man den n. ischiadicus des Hundes, so folgt eine Gefässerweiterung der Hinterpfote; reizt man das periphere Ende, so ziehen sich die Gefässe zusammen. Nach 3—5 Tagen ist die Erweiterung aber verschwunden (Goltz) und eine erneute Reizung des peripheren Nervenstumpfes ruft eine Gefässerweiterung hervor (Heidenhain und Ostroumoff, Luchsinger und Kendal). 2) Erregt man den frischen Nervenstumpf durch rhythmische Reize, so folgt ebenfalls statt der Verengerung eine Erweiterung der Gefässe.

Man hat sich demnach die Gefässinnervation folgendermaassen vorzustellen: In den Gefässwandungen befinden sich Ganglienzellen, die als automatische Centren die Gefässmuskeln in stetigem Tonus erhalten. (Diese automatischen Centren anzunehmen verlangt die Beobachtung, dass der Gefässtonus, der nach der Durchschneidung des N. ischiadicus einer Erweiterung Platz gemacht hat, sich im Verlaufe von einigen Tagen wieder herstellt.) Die Thätigkeit dieser Centren wird durch die vasomotorischen Nerven erhöht, durch die vasodilatatorischen herabgesetzt, sodass die Reizung der ersteren eine Verengerung, die der letzteren eine Erweiterung der Gefässe herbeiführen wird. Wenn

bei der gewöhnlichen Art der Reizung nur die Thätigkeit der gefässverengernden Nerven beobachtet wird, so liegt dies an ihrer höheren Erregbarkeit gegenüber den gefässerweiternden Fasern, die dem Reize erst zugänglich werden, wenn die ersteren (z. B. durch die nach der Durchschneidung eintretende Degeneration) ausser Funktion gesetzt sind.

Vasomotorische und vasodilatatorische Nerven können auch als pressorische und depressorische Nerven bezeichnet werden.

Transfusion des Blutes.

Die natürlichste Therapie, um den üblen Folgen eines plötzlichen starken Blutverlustes zu begegnen, besteht offenbar darin, dem Individuum wieder Blut zuzuführen. Man nennt diese therapeutische Maassnahme Bluttransfusion, welche als direkte bezeichnet wird, wenn das Blut des einen Individuums direkt in die Adern des zweiten übergeleitet worden ist; die Transfusion ist eine indirekte, wenn das Blut vorher defibrinirt worden war. Diese Transfusion von Mensch auf Mensch, unter sonst günstigen Verhältnissen ausgeführt, hat wiederholt glückliche Resultate erzielt.

Bei der Schwierigkeit der Beschaffung von menschlichem Blute hatte man versucht, dasselbe durch Thierblut, z. B. Lammsblut, zu ersetzen. Es hat sich aber gezeigt, und weitere physiologische Experimente haben es vollauf bestätigt, dass diese Methode durchaus zu verwerfen ist, denn das Thierblut zerfällt sehr rasch innerhalb der neuen Blutbahn und dieser Zerfall führt zu den bedrohlichsten Erscheinungen, deren Grösse von der Menge des transfundirten Blutes abhängt. Solche Erscheinungen sind Athmungsbeschwerden, Ausscheidung von Blut- und Gallenfarbstoff durch den Harn u. a. m.

Man hat gefunden, dass im Allgemeinen Thierblut der einen Gattung in der Bahn eines Thieres von anderer Gattung rasch untergeht, z. B. Kaninchenblut einem Hunde injizirt wird dort rasch zerstört. Hingegen kann man Hundeblut sehr wohl einem Fuchse injiziren, also wird das Blut einer anderen Spezies innerhalb derselben Gattung sehr wohl vertragen. Wie Hund und Fuchs verhalten sich auch Pferd und Esel.[1]

Ein merkwürdiges Verhalten zeigt hierbei der Blutdruck. Entzieht man einem Thiere bis zu $^1/_3$ seines Gesammtblutes, so pflegt der mittlere Blutdruck nicht zu sinken, ebensowenig steigt derselbe aber, wenn man dem Thiere das geraubte Blut wieder injizirt. Erst wenn man einem Thiere mehr als $40^0/_0$ seines Blutes entzieht, tritt ein langsames Sinken ein, welches sehr bedeutend wird, wenn die Blutentziehung bis $50^0/_0$ betragen hat (Lesser).

[1] Die Litteratur über Transfusion s. L. Landois „Die Transfusion des Blutes". Leipzig 1875; und „Beiträge zur Transfusion des Blutes" Leipzig 1878.

Kreislauf der Thiere. Bei dem niedersten Wirbelthiere, Amphioxus lanceolatus, dem ein eigentliches Herz fehlt, geschieht die Blutbewegung in der einfachsten Form in der Weise, dass alle grösseren Arterien- und Venenstämme sich rhythmisch kontrahiren. Die Fische besitzen schon ein vollständiges Herz, das aber nur aus einem Vorhof und einer Kammer besteht. Das Herz der Amphibien zeigt zwei Vorkammern, aber nur eine Kammer, während bei den Reptilien neben zwei Vorkammern zwei Kammern vorhanden sind, die aber unvollständig von einander getrennt erscheinen (eine Ausnahme hiervon macht das Krokodil, dessen Kammern vollständig getrennt sind). Bei den Warmblütern (den Vögeln und Säugethieren) gleicht das Herz im Allgemeinen dem des Menschen.

Während bei den Wirbelthieren sich überall das Herz aus einem ventralen Abschnitt des Gefässsystems bildet, entsteht es bei den Wirbellosen aus dem Dorsalgefässstamm (ausgenommen hiervon sind die Mantelthiere, die ein wahres Herz haben, das wie bei den Wirbelthieren ventral liegt). Die Protozoën, die keine dem Blute analoge Ernährungsflüssigkeit besitzen, haben auch kein Herz und keine Gefässe. Bei den Coelenteraten ist ein Gastrovaskularsystem vorhanden: Verdauungs- und Blutkanal sind noch nicht von einander getrennt. Die Würmer mit rothem Blute haben einfache, doppelte und mehrfache Gefässstämme, die durch peristaltische Bewegungen ihren Inhalt weiter befördern. Bei allen Mantelthieren, deren Herz ein rundlicher, ventral gelegener Schlauch ist, findet man die Richtung des Blutstromes wechselnd: hat das Herz eine Anzahl von Pulsationen nach der einen Richtung gemacht, so tritt eine momentane Pause ein und die peristaltischen Bewegungen des Herzschlauches erfolgen in der entgegengesetzten Richtung. Die Arthropoden haben als Herz einen dorsalen kontraktilen Gefässstamm, sodass der Blutstrom in einer Richtung kreist; aus den Blutgefässstämmen ergiesst sich das Blut frei in die Leibeshöhle. Von hier kehrt es nicht direkt zum Herzen, sondern dem Pericardialsinus, einem das Herz umgebenden Blutbehälter zurück, und gelangt von diesem aus in's Herz. Die Mollusken haben alle ein als Herz fungirendes Centralorgan des Kreislaufes, das zum Theil in Kammer und Vorkammer geschieden ist, also im Wesentlichen mit dem Herzen der Fische übereinstimmt; es unterscheidet sich von diesen nur durch seine dorsale Lage.

Zweites Kapitel.

Die Einnahmen und Ausgaben des Blutes an gasigen Bestandtheilen (Athmung).

Unter Athmung, Respiration, versteht man den Austausch zwischen den Gasen des Blutes einerseits uud denen der Atmosphäre oder der Gewebe andrerseits. Man nennt den Austausch zwischen den Gasen des Blutes und denen der Atmosphäre die äussere Athmung, den Gasaustausch zwischen Blut und Geweben die innere Athmung (Gewebsathmung). Die äussere Athmung unterscheidet man als Lungen- oder Hautathmung nach den Organen, durch welche der Gaswechsel stattfindet: den Lungen oder der äusseren Haut.

Die Darmathmung ist im Allgemeinen ohne Bedeutung, nur bei dem Schlammpeizger, Cobitis fossilis, einem Fische, welcher Luft verschluckt, scheint sie einen erheblichen Werth zu beanspruchen (Baumert).

Die Aufgabe der Athmungslehre besteht darin, die Qualität und Quantität jenes Gasaustausches zu ermitteln. Die Lösung dieser Aufgabe erfordert die Kenntniss, 1) der Gase der Atmosphäre, 2) der Gase des Blutes, und 3) der Gase der Gewebe. Ein Vergleich zwischen diesen drei Grössen wird jenen Gasaustausch kennen lehren.

Der Gaswechsel besteht nun im Wesentlichen darin, dass durch die äussere Athmung Sauerstoff aus der Atmosphäre ins Blut aufgenommen und dafür an die Atmosphäre Kohlensäure abgegeben wird. Durch die innere Athmung wird der Sauerstoff des Blutes an die Gewebe abgegeben und für denselben empfängt das Blut aus den Geweben Kohlensäure.

Die atmosphärische Luft ist in folgender Weise zusammengesetzt: 100 Volumentheile derselben enthalten:

Stickstoff	78·49
Sauerstoff	20·62
Wasserdampf	0·84
Kohlensäure	0·04

Die Mengen von Wasserdampf in der Atmosphäre sind je nach der Temperatur und der Windrichtung grossen Schwankungen unterworfen.

§ 1. Die Lungenathmung.

Der Gaswechsel, welcher in den Lungen stattfindet, wird durch die Athembewegungen in unten zu erörternder Weise unterstützt. Man behandelt diese beiden Vorgänge gesondert als Chemie und Mechanik der Athmung.

I. Chemie der Athmung.[1]

Um die Veränderungen zu erfahren, welche die eingeathmete Luft erfährt, kann man entweder vergleichen die Zusammensetzung der Ein- und Ausathmungsluft (In- und Exspirationsluft) oder die Gase der Atmosphäre mit denen des Blutes. Der erstere Weg ist der leichtere und er ist derjenige, welcher zuerst betreten wurde.

Untersuchung der In- und Exspirationsluft.

Die Veränderungen, welche die Inspirationsluft in den Lungen erfährt, sind folgende:

1) Die Exspirationsluft ist an Kohlensäure reicher und an Sauerstoff ärmer als die Inspirationsluft, während der Stickstoffgehalt beider Luftarten unverändert ist. Die Grösse dieser Veränderung giebt folgende Tabelle (Valentin u. Brunner):

In 100 Volumentheilen	Inspirationsluft	Exspirationsluft.
Sauerstoff	20·81	16·03
Stickstoff	79·15	79·55
Kohlensäure	0·04	4·38

Diese Veränderung bildet den wesentlichsten Vorgang der Athmung.

Die Sauerstoffmenge, welche in der Exspirationsluft als CO_2 erscheint, ist geringer, als dem inspirirten Sauerstoffe entspricht; dieser restirende Sauerstoff muss also innerhalb des Körpers zu anderweitigen Zwecken Verwendung finden. Man nennt das Verhältniss von inspirirtem zu dem in Form von CO_2 ausgeathmetem O, $\frac{CO_2}{O}$, den „respiratorischen Quotienten“.

2) Die exspirirte Luft ist gewöhnlich wärmer als die inspirirte Luft es findet also in den Lungen eine Erwärmung der eingeathmeten Luft statt. Die Grösse derselben ist abhängig von der Temperatur der eingeathmeten Luft; wird die Luft sehr kalt eingeathmet, so erreicht sie kaum die Wärme des Blutes, da sie nicht lange in den Lungen verweilt; bei unseren mittleren Temperaturgraden von 16—20° C. steigt sie bis zur

[1] Vgl. Hoppe-Seyler. Physiolog. Chemie, Abschnitt „Respiration“. 1879.

Körpertemperatur von ca. 37·5° C. Ist die Inspirationsluft aber, wie es in den Tropen der Fall ist, höher als die Körpertemperatur, ca. 40° C., so kann in den Lungen sogar eine Abkühlung stattfinden, indem die Inspirationsluft sich auf die Körpertemperatur abkühlt.

3) Die Exspirationsluft ist reicher an Wasserdämpfen, als die Inspirationsluft. Im Allgemeinen ist die erstere für ihren Temperaturgrad mit Wasserdämpfen nahezu gesättigt; es findet also in den Lungen eine beträchtliche Wasserverdunstung aus dem Blute statt. Der tägliche Wasserverlust durch die Lungen beträgt ca. 540 Gramm. Ist die atmosphärische Luft niedrig temperirt, so wird die Exspirationsluft sichtbar, weil sie bei der Abkühlung ihren Wasserdampf nicht festzuhalten vermag.

4) Das Volumen der exspirirten Luft ist grösser, als das Inspirationsvolumen. Diese Volumenzunahme ist eine Folge der Temperaturerhöhung und der Sättigung der Exspirationsluft mit Wasserdämpfen. Berechnet man aber das Exspirationsvolumen auf gleiche Temperatur und trockenen Zustand, so findet man das Exspirationsvolumen geringer als das Inspirationsvolumen.

Methoden zur Untersuchung der Athmungsluft. Durch einen einfachen Versuch kann man sich von der Anwesenheit der Kohlensäure in der Exspirationsluft überzeugen, indem man nämlich durch ein Glasröhrchen in eine mit Kalk- oder Barytwasser gefüllte Flasche ausathmet: die vorher klare Lösung trübt sich durch Bildung von kohlensaurem Kalk oder -Baryt. In eben so einfacher Weise kann man den reichen Gehalt der Exspirationsluft an Wasserdampf nachweisen, wenn man eine kalte Glasscheibe anhaucht: der Wasserdampf sammelt sich auf derselben in Tropfen.

Um quantitative Bestimmungen der Athmungsluft auszuführen, ist von Regnault und Reiset[1] ein Respirationsapparat konstruirt worden, dessen Prinzip das folgende ist: In eine luftdicht abgesperrte Glasglocke, in der sich ein Thier (Hund) befindet, münden zwei Leitungsröhren, deren eine die Exspirationsluft nach einem mit Kalilauge oder Barytwasser gefüllten Absorptionsapparat, in dem die Kohlensäure absorbirt wird, abführt, während die andere aus einem Sauerstoffbehälter Sauerstoff ansaugt in dem Verhältniss als durch die Abführung der Exspirationsluft und jede Inspiration der Druck im Respirationsraume sich vermindert. Die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure bestimmt man durch Titrir-Analyse der Absorptionsflüssigkeit, während die aufgenommene Sauerstoffmenge an dem geaichten Sauerstoffreservoir direkt abgelesen und durch Vergleichung des Sauerstoffgehaltes des Athemraumes vor und nach dem Versuch ergänzt werden kann. Zur Untersuchung der Athemluft des Menschen ist ein grosser Respirationsapparat von Pettenkofer[2] gebaut worden. Der Athemraum besteht aus einem aus Eisenblech gefertigten Raum und ist so gross, dass die Versuchsperson Tage lang darin verweilen kann. Die Luft wird durch eine Dampfmaschine angesogen und die Menge der abgeführten Luft durch Gasuhren bestimmt; von dieser Luft werden von Zeit zu Zeit Proben genommen und analysirt, da die während eines Versuches ausgeschiedene Athemluft viel zu gross ist, um im Ganzen analysirt werden zu können.

---

[1] Regnault und Reiset. Ann. de chim. et de phys. III. Ser. T. XXVIII. S. 32.

[2] Pettenkofer. Ann. d. Chemie u. Pharm. 1862. 2. Suppl.-Bd.

In diesen Versuchen erhält man indess die Produkte der Lungenathmung nicht rein, sondern vermischt mit denen der Hautathmung. Um die erstere allein zu bekommen, bringt man in die Luftröhre eines Hundes eine gablig getheilte Kanüle, die in der obigen Weise mit einem Entnahme- und Aufnahmereservoir in Verbindung stehen. Der Weg zu diesen wird durch je ein in jedem Schenkel befindliches Ventil bald geöffnet oder geschlossen.

Weitere Resultate der Untersuchung.

Die Menge der ausgeschiedenen Kohlensäure ist nicht nur bei verschiedenen Personen, sondern sogar bei derselben Person zu verschiedenen Zeiten ausserordentlich schwankend; nach VIERORDT[1] enthalten

200 Volumtheile ausgeathmeter Luft
im Maximum 6·220 Vol. Kohlensäure
im Minimum 3·358 „ „

Nach BRUNNER und VALENTIN würde ein kräftiger Mann bei normaler Athmung in 24 Stunden 746 Gramm Sauerstoff verzehren und dafür 876 Gramm Kohlensäure durch die Lungen abgeben, welch' letztere 637 Gramm Sauerstoff entsprechen, sodass etwa $^1/_7$ von dem absorbirten Sauerstoff nicht zur Kohlensäurebildung verwandt würde.

Die Grösse der Kohlensäure-Abgabe wird durch mancherlei Umstände verändert und ist abhängig:

1) von den Athembewegungen. Nach VIERORDT nimmt mit der Zahl der Athemzüge der Prozentgehalt eines jeden Athemzuges an Kohlensäure ab, die absolute Menge der Kohlensäure aber nimmt zu, wie folgende Tabelle zeigt:

Ausathmungen in 1 Minute	CO_2 in 100 Vol. exsp. Luft	in einer Minute ausgeathmete Luft (in Kubikcentimetern)	in einer Minute ausgeathmete Kohlensäure (in Kubikcentimetern)	Durch eine Exsp. ausgeathmete CO_2
6	5·7	3000	171	28·5
12	4·1	6000	246	20·6
24	3·3	12000	396	16·5
48	2·9	24000	696	14·5
96	2·7	48000	1296	13·5

Bleibt die Anzahl der Athemzüge konstant, werden dieselben aber tiefer, sodass das Respirationsvolumen für jeden Athemzug grösser wird, so nimmt der Prozentgehalt der Kohlensäure ebenfalls ab, da das grössere Luftquantum in derselben Zeit nicht gleichviel Kohlensäure aufnehmen kann; die absolute Menge nimmt aber in gleicher Weise zu.

[1] K. VIERORDT. Respiration. R. WAGNER's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. II. S. 828—916.

Schon ältere Beobachter hatten gefunden, dass der Kohlensäuregehalt in der Luft der feineren Bronchialverzweigungen bedeutender sei, als in den grösseren Bronchien und der Luftröhre. Um dies nachzuweisen, versuchte Vierordt eine Exspiration in zwei gleiche Theile zu theilen und findet den Kohlensäuregehalt des ersten halben Athemzuges = 3·72 %, des zweiten halben Athemzuges = 5·44 %, ein Resultat, das die obige Beobachtung bestätigen würde. Ueber die Mengen von Kohlensäure in den feineren Bronchien kann man sich dadurch informiren, dass man die Kohlensäuremenge einer gewöhnlichen Exspiration vergleicht mit der, nach einer möglichst starken Ausathmung erhaltenen Kohlensäuremenge: die Differenz dieser beiden Bestimmungen giebt die Menge der in den tieferen Luftschichten der Lunge enthaltenen Kohlensäure an. So fand Vierordt, dass die tiefe Lungenluft um 0·80 % Kohlensäure mehr enthält, als die in dem oberen Theile der Luftwege. In neuerer Zeit wurde nach E. Pflüger [1] die Zusammensetzung der Alveolenluft vermittelst des „Lungenkatheters" bestimmt. Derselbe, ein elastischer Katheter, wird von der Trachea aus in einen grösseren Bronchus eingeführt und dort durch Aufblasen eines von ihm selbst durchbohrten Gummiballons luftdicht befestigt. Die freie Mündung desselben wird mit der Quecksilberluftpumpe verbunden, die Luft aus dem Alveolenbezirk nach verschiedenen Zeiten ausgesaugt und analysirt. Nach dieser Methode ausgeführte Bestimmungen ergaben, dass in 100 Raumtheilen atmosphärischer Luft nach 3—4 Minuten langer Absperrung in den Alveolen 3·56 Volumprozent Kohlensäure enthalten waren; an Sauerstoff unter denselben Bedingungen in 100 Raumtheilen der Alveolenluft immer noch 3·6 %; es verschwindet also niemals der ganze inspirirte Sauerstoff in den Lungen, sondern ein nicht unbedeutender Theil wird unverändert exspirirt. Beim normalen Athmen fand sich in der Exspirationsluft ein Kohlensäuregehalt von 2·8 %; demnach wäre für den Hund die Differenz zwischen Alveolen- und Exspirationsluft = 0·76 %. Nimmt man dieselbe Differenz auch für den Menschen an (freilich nur annähernd), so enthält die Alveolenluft der menschlichen Lunge, den Gehalt der Exspirationsluft nach Vierordt mit 4·334 % zu Grunde legend, im Mittel 5·094 % an Kohlensäure.

Die Grösse der Kohlensäureausscheidung ist ferner abhängig:

2) vom Alter; sie nimmt mit demselben zu, erreicht zwischen 26—30 Jahren das Maximum, nimmt nach 30 Jahren ein wenig ab, erhält sich auf dieser Höhe bis 60 Jahre, um darüber hinaus langsam abzunehmen (Andral u. Gavarret, Scharling).

3) vom Geschlecht; bei dem weiblichen Geschlecht ist sie geringer, als beim männlichen; während der Schwangerschaft nimmt sie zu (Andral u. Gavarret).

4) von der Nahrung; nach der Aufnahme von Nahrung nimmt sie zu (Pettenkofer u. Voit); die Zunahme ist aber grösser bei vegetabilischer, als bei animalischer Nahrung, sie ist daher grösser bei Herbivoren, als bei Karnivoren. (Im ersten Falle kann $\frac{CO_2}{O} > 1$ werden, im zweiten Falle bleibt $\frac{CO_2}{O} < 1$). Im Hungerzustande nimmt die Kohlen-

[1] Wolffberg. Ueber die Spannung der Blutgase in den Lungenkapillaren. Pflüger's Archiv Bd. IV. Ueber die Athmung der Lunge ebenda Bd. VI.

säureausscheidung ab, wird aber jetzt für Herbivoren und Karnivoren gleich gross. Ebenso nimmt die Kohlensäureproduktion nach dem Genusse von Spirituosen und Thee ab.

5) von der Thätigkeit; durch starke Muskelarbeit wird sie erheblich gesteigert (VIERORDT, PETTENKOFER u. VOIT u. A.)

6) von der Temperatur; bei den Kaltblütern nimmt mit steigender Temperatur der Umgebung die Kohlensäureabgabe sehr bedeutend zu (MOLESCHOTT). Dagegen nimmt bei den warmblütigen Thieren die Ausscheidung der Kohlensäure nicht unerheblich ab (VIERORDT), ein Widerspruch, der durch LUDWIG dahin aufgeklärt wurde, dass bei den warmblütigen Thieren ebenfalls eine Steigerung der Kohlensäure-Exhalation eintritt, wenn nicht allein die Umgebungstemperatur, sondern auch ihre eigne Temperatur steigt. Diese Bedingung ist bei den Kaltblütern jedesmal erfüllt, wenn die Umgebungstemperatur gesteigert ist, während dasselbe bei den Warmblütern nicht der Fall ist.

7) vom Luftdruck; beim Athmen in komprimirter Luft nimmt die ausgeschiedene Kohlensäuremenge zu (VIERORDT, PANUM).

8) von dem Kohlensäuregehalt der Luft. Wenn derselbe, der normal nur sehr gering ist, zunimmt, so sinkt die Kohlensäureabgabe von den Lungen fortwährend, endlich kann sogar Kohlensäure aus der Atmosphäre von den Lungen aufgenommen werden. Das Thier wird allmälig, falls der nöthige Sauerstoff vorhanden ist, somnolent und stirbt ohne jede vorausgehende Bewegung nach kurzer Zeit an Kohlensäurevergiftung (W. MÜLLER).

9) vom Licht. Im Dunkeln soll weniger Kohlensäure ausgeschieden werden, als bei Licht (MOLESCHOTT, PFLÜGER).

10) von der Tageszeit; sie nimmt am Morgen bis 11 Uhr ab, steigt bis Nachmittags um 3 Uhr, sinkt dann wieder und erreicht um Mitternacht ihren niedrigsten Stand; diese täglichen Schwankungen sind unabhängig von den Mahlzeiten.

Die Blutgase.

Der andere Weg, den Gaswechsel in der Lunge zu ermitteln, führt zu der Untersuchung der Gase des Blutes selbst.

MAGNUS[1] war der erste, welcher zeigte, dass aus dem Blute in den luftverdünnten Raum (das Vacuum der Luftpumpe), Sauerstoff, Kohlensäure und Stickstoff entweichen. Nach MAGNUS sind es die Arbeiten von L. MEYER, LUDWIG, PFLÜGER und ihrer Schüler, denen man die Kenntniss folgender Thatsachen verdankt: Im arteriellen

[1] MAGNUS. Ueber die im Blute enthaltenen Gase. POGGENDORF's Annalen 1837.

Blute des Hundes sind im Mittel 17 Volumprozente Sauerstoff enthalten (bei 0° und 1000 mm. Hg-Druck); je schneller die Entfernung des Sauerstoffes aus dem Blute vorgenommen werden kann, um so grösser fällt seine Menge aus, da im Blute stets leicht oxydable Substanzen vorhanden sind, die ihn verbrauchen (Pflüger, Al. Schmidt). Steht das Blut nach der Entleerung aus dem Blutgefässe längere Zeit und bei höherer Temperatur, so tritt neben diesem, auch im lebenden Blute bestehenden Verbrauche von Sauerstoff, noch ein weiterer Verbrauch durch eintretende Zersetzungen auf. An Kohlensäure enthält das arterielle Blut 29—30 Volumprozent, die vollständig in den luftleeren Raum austreten. Das venöse Blut hat viel weniger Sauerstoff, als das arterielle; es enthält im Mittel 9 Volumprozent, doch ist die Menge desselben in den verschiedenen Venenbezirken sehr verschieden, der Gehalt von Sauerstoff kann auf 1—2% sinken. Im Erstickungsblute bleiben nur Spuren von Sauerstoff übrig, oder derselbe kann sogar vollständig daraus verschwinden. Die Menge der Kohlensäure ist im venösen Blute viel grösser, als im arteriellen und schwankt zwischen 35—52 Volumprozenten; den höchsten Werth von 52% erreicht die Kohlensäure im Erstickungsblute. In beiden Blutarten befindet sich Stickstoff zu etwa 3—4%.

Methoden zur Gewinnung der Blutgase. Die Methoden, um die Blutgase zu gewinnen, beruhen darauf, dass man das Blut mit einem luftverdünnten Raume in Verbindung setzt, in welchen die Gase entweichen. Die für diesen Zweck konstruirten Apparate sind die Quecksilberpumpen. Ludwig's Quecksilberluftpumpe ist eine Modifikation des Toricelli'schen Vacuums. Zwei Glasballons sind durch einen langen Gummischlauch mit einander in Verbindung; der eine Ballon ist ein für allemal befestigt und an seinen beiden Enden durch Glashähne verschliessbar, während der andere Ballon mit Quecksilber gefüllt ist und abwechselnd gehoben und gesenkt werden kann, sodass das Quecksilber in den ersten Ballon überfliesst und die Luft aus demselben verdrängt. Schliesst man jetzt den Hahn der Seite, welcher den Verkehr mit der Atmosphäre unterhält, und senkt den zweiten Ballon, so fliesst das Quecksilber aus dem ersten in den zweiten Ballon wieder zurück, und der erste Ballon wird luftleer. Der Ballon ist seitlich durch ein kurzes Glasrohr, das ebenfalls durch einen Hahn verschliessbar ist, mit dem Blutrezipienten in Verbindung, einem kleinen Glasballon, in dem sich das Blut befindet, und der auf Blutwärme erhalten wird. Oeffnet man den Hahn und setzt den Blutrezipienten mit dem luftleeren Ballon in Verbindung, so beginnt sofort die Gasentwicklung in das Vacuum. Die hier aufgefangenen Gase werden nach den bekannten gasanalytischen Methoden untersucht. Pflüger hat an dieser Luftpumpe eine Verbesserung angebracht, indem er das Vacuum mit einem Gefässe, das konzentrirte Schwefelsäure enthält, um die aus dem Blute entweichenden Wasserdämpfe aufzunehmen und mit einem Absorptionsrohr, in welchem die Kohlensäure durch Kali aufgenommen wird, in Verbindung setzte. Ferner lässt Pflüger das Blut direkt aus der Ader in das Vacuum eintreten, um die Entgasung möglichst schnell zu vollziehen.

Um die Kräfte kennen zu lernen, welche den Austausch der Gase

zwischen der Lungenluft resp. Atmosphäre und den Blutgasen vermitteln, muss man den Zustand kennen, in welchem sich die Gase im Blute befinden. Im Allgemeinen können Gase nur in zwei Formen in einer Flüssigkeit enthalten sein, entweder sie sind einfach absorbirt oder sie sind chemisch in derselben gebunden.

Jede Flüssigkeit kann aus ihrer Umgebung Gas absorbiren und zwar nimmt 1 Volumen der Flüssigkeit bei einer bestimmten Temperatur ein bestimmtes Volumen von Gas auf; man nennt dieses den Absorptionskoëffizienten der Flüssigkeit für das Gas (Bunsen). Der Absorptionskoëffizient ist vom Druck unabhängig, nimmt mit der Temperatur ab und ist beim Siedepunkt = 0. Da die Dichtigkeit eines Gases direkt proportional dem auf sie ausgeübten Drucke ist (Mariotte's Gesetz), so werden auch die Gewichtsmengen des absorbirten Gases proportional dem Drucke sein (Henry-Dalton'sches Gesetz). Entwickelt also ein Gas, das sich in einer Flüssigkeit befindet, Gewichtsmengen aus demselben, die proportional der Druckerniedrigung sind, so ist daraus zu schliessen, dass das Gas nur absorbirt ist.

Ein Gas übt aber auf ein zweites Gas gar keinen Druck aus, sodass es sich hier, wo man es mit Gasgemengen (z. B. Luft) zu thun hat, immer nur um den *Partialdruck* handelt.

Mit gewissen Körpern (Hämoglobin) gehen einige Gase (Sauerstoff) lockere chemische Verbindungen ein, welche sie wieder aufgeben, wenn sie mit dem Vacuum oder einem Raume in Verbindung gesetzt werden, in welchem der Partialdruck des Gases ein sehr geringer oder = 0 ist. Von jenem ersten Falle unterscheidet sich diese Gasentwicklung dadurch, dass die Menge des entwickelten Gases, wenn eine bestimmte Grenze überschritten ist, nicht mehr proportional der Druckerniedrigung wächst.

Da die Gase des Blutes alle ausgepumpt werden können, so liegt sehr nahe, anzunehmen, dass sie nur absorbirt wären, indess haben Ludwig und seine Schüler gezeigt, dass, wenn man ein Thier in einem abgeschlossenen Raume ersticken lässt, der Erstickungsraum fast vollkommen frei von Sauerstoff ist, woraus folgt, dass *der Sauerstoff im Blute nicht einfach absorbirt sein kann, da der Partialdruck desselben in diesem Versuche fast Null ist, sondern dass er chemisch gebunden ist* und zwar an das Hämoglobin der rothen Blutkörperchen; denn Hämoglobinlösungen binden nahezu so viel Sauerstoff, wie die rothen Blutkörperchen selbst (Preyer). Die chemische Bindung ist so locker, dass der Sauerstoff schon durch die einfachsten physikalischen Mittel (das Vacuum) aus seiner Verbindung befreit werden kann. Würde er vom Blute einfach absorbirt werden, so könnte das Blut in den Lungen nur 0·4 Volumprozent davon aufnehmen; das wäre 18mal weniger, als zur Erhaltung des Lebens der Organe nothwendig ist (Pflüger). Die wirkliche Aufnahme des Sauerstoffes ist immer dem Gehalte desselben an Hämoglobin proportional; das arterielle Blut ist beim gewöhnlichen Athmen mit Sauerstoff nahezu ($^9/_{10}$) gesättigt. Das Plasma enthält nur soviel Sauerstoff, als seinem Absorptionskoëffizienten entspricht. — An Kohlensäure gelang es Pflüger aus dem Gesammtblute 30—40 Volum-

prozent, also die ganze Menge auszupumpen, doch ist damit noch nicht bewiesen, dass die ganze Menge im Blute absorbirt ist. Setzte er zu dem ausgepumpten Blute eine Säure hinzu, so konnte er zwar keine Kohlensäure daraus mehr gewinnen, als Beweis, dass in der That sämmtliche Kohlensäure, selbst etwaige chemisch gebundene, daraus entfernt war. Wurde aber kohlensaures Natron hinzugefügt, so entwickelte sich im Vacuum von Neuem Kohlensäure: es muss also im Gesammtblute ein Körper vorhanden sein, unter dessen Einfluss und gleichzeitigem erniedrigten Drucke (im Vacuum) aus einer kohlensauren Verbindung die Kohlensäure entbunden werden kann. Dieser Einfluss scheint von den Blutkörperchen auszugehen, denn aus dem Blutserum konnte Pflüger niemals die ganze Kohlensäuremenge gewinnen, sondern es restirten stets ca. 7%, die erst nach Säurezusatz entwickelt werden konnten. Einen weiteren Beweiss für diesen Einfluss der Blutkörperchen liefert der folgende Versuch: Ist eine Portion Blutserum vollständig entgast, so kann man von Neuem Kohlensäure gewinnen, wenn man ein Stück Cruors (also eigentlich Blutkörperchen) zugesetzt hat. Es scheinen also die Blutkörperchen die Rolle einer schwachen Säure zu spielen. Den direkten Beweis, dass nicht alle Kohlensäure im Blute nur absorbirt ist, haben L. Meyer und Zuntz gegeben, indem sie Kohlensäure von Blut unter verschiedenem Druck aufnehmen liessen. Die Aufnahme geschah nicht proportional den Druckgrössen, also muss ein Theil chemisch gebunden sein.

Es ist also die gesammte Kohlensäuremenge im Blutserum enthalten, und zwar ist ein Theil einfach absorbirt, ein anderer Theil chemisch gebunden. Von letzterem ist: 1) ein Theil, welcher durchs Vacuum entfernt werden kann, locker chemisch an das kohlensaure Natron zu doppeltkohlensaurem Natron gebunden; 2) ein Theil, der nur durch Säurezusatz (resp. unter dem Einflusse der Blutkörperchen) aus dem Blute gewonnen wird, fest an das Natron als kohlensaures Natron gebunden.

Die Thatsache, dass das Blut alkalisch und nicht sauer reagirt, obgleich es Kohlensäure absorbirt und locker chemisch gebunden enthält, beweist nichts gegen diesen Zustand der CO_2 im Blute, denn das Blut bleibt alkalisch selbst bei vollständiger Sättigung mit CO_2 (Pflüger und Zuntz). Aus der Beobachtung, dass das Gesammtblut CO_2 bei zunehmendem Drucke nach anderen Gesetzen aufnimmt, als das Serum, scheint hervorzugehen, dass auch die Blutkörperchen einen Theil der Kohlensäure binden (Pflüger und Zuntz). Die Angabe, dass ein Theil der CO_2 locker chemisch an Natriumphosphat (Na_2HPO_4) gebunden sei (Fernet), kann nicht richtig sein, weil bei Berücksichtigung des Lecithingehaltes das Blut zu arm an Alkaliphosphat ist (Sertoli).

Die Gewebsathmung.

Während die Lungenathmung durch die Kapillaren des kleinen Kreislaufes stattfindet, geht die Gewebsathmung vornehmlich durch die Kapillaren des grossen Kreislaufes vor sich. Aus der obigen Untersuchung, welche lehrte, dass arterielles Blut mehr Sauerstoff enthält, als venöses Blut, welches wieder reicher an Kohlensäure ist und aus der Thatsache, dass arterielles Blut, wenn es die Kapillaren des grossen Kreislaufes passirt, venös geworden ist, folgt, dass das Blut in den Kapillaren Sauerstoff verliert und dagegen Kohlensäure aufnimmt.

Es würde sich darum fragen, zu entscheiden, ob dieser Sauerstoffverbrauch im Blute der Kapillaren selbst stattfindet, oder ob der Sauerstoff vielmehr in die Gewebe austritt und dort zu Oxydationen verwendet wird, um dafür CO_2 ans Blut wieder abzugeben. Dass ersteres der Fall ist, wurde schon oben bemerkt (S. 33 u. 76); dieser Sauerstoffkonsum im Blute selbst ist indess gering und kann im Maximum nur 3·32 Volumprozente betragen (A. Schmidt). Aber der grösste Theil des Sauerstoffes tritt in die Gewebe aus, um dort bei den oxydativen Spaltungsprozessen Verwendung zu finden. Dafür sprechen folgende Versuche:

1) Setzt man zu Blut, das in einem Glase steht, Substanzen, von denen man annehmen kann, dass sie im Körper leicht oxydirt werden (Zucker, harnsaures- oder milchsaures Natron), so müsste eingeleiteter Sauerstoff sehr schnell verzehrt und dafür Kohlensäure gebildet werden, was nicht der Fall ist (Hoppe-Seyler).

2) Wird hingegen frisches mit milchsaurem Natron versetztes Blut mit Hülfe eines künstlichen Blutstromes durch die Blutgefässe eines frisch ausgeschnittenen Organes (Lunge) bei Körpertemperatur geleitet, so findet eine Abnahme des Sauerstoffs und Zunahme der Kohlensäure statt (J. J. Müller).

Demnach findet in den Geweben ein fortwährender Verbrauch von Sauerstoff und eine Bildung von Kohlensäure statt; wo aber in den Geweben, unter welchen Umständen und nach welchen Verhältnissen diese Prozesse sich abspielen, ist vollständig unbekannt; wahrscheinlich ist der Gasverbrauch in den verschiedenen Geweben ein sehr verschiedener. Am lebhaftesten ist derselbe wohl in den Muskeln, wobei bemerkenswerth ist, dass aus denselben bisher kein freier Sauerstoff, aber um so mehr Kohlensäure gewonnen werden konnte. Nur soviel kann man schliessen, dass die Gewebe zum Sauerstoff eine grössere Affinität besitzen, als das Hämoglobin der rothen Blutkörperchen, sonst könnten ihn jene dem Blute nicht entziehen.

Theorie der Athmung.

Der Sauerstoff der Atmosphäre dringt in die Alveolen der Lunge ein, in der das feine Epithel derselben und die Kapillarwand ihn nicht aufhalten können auf seinem Wege ins Blut, wo er von dem Hämoglobin der rothen Blutkörperchen, unabhängig vom Druck, chemisch gebunden wird. So wird das den Lungen zufliessende venöse Blut in das aus den Lungen abfliessende arterielle Blut verwandelt. Auf seinem Wege zu den Kapillaren und in denselben wird gewiss ein kleiner Theil des Sauerstoffes im Blute selbst an reduzirende Substanzen abgegeben; der Haupttheil aber wird offenbar von den Geweben selbst durch ihre grössere Affinität zu denselben dem Blute entzogen und dafür an letzteres Kohlensäure abgeben. In welcher Weise die Aufnahme der Kohlensäure in das Blut geschehen kann, lässt sich übersehen, wenn man die Spannung dieses Gases im Gewebe und dem venösen Blute kennt. Die Spannung der Kohlensäure an der inneren Oberfläche des Darmes (als Ausdruck der Kohlensäurespannung einer mit Zellen ausgekleideten Körperhöhle) ist = 58·5 Mm. Hg.; die Kohlensäurespannung im venösen Herzblut = 41·04 Mm. Hg., also übertrifft die Gewebsspannung der Kohlensäure die des venösen Blutes um ca. 17 Mm. Hg. (Strassburg[1]), folglich wird ein Diffussionsstrom thätig werden, welcher fortwährend Kohlensäure aus den Orten höherer Spannung (Gewebe) zu dem niederer Spannung (Blut) schaffen muss. Ist das mit Kohlensäure beladene Blut in die Pulmonalarterie gelangt, so giebt dasselbe an die Alveolenluft Kohlensäure ab. Die Spannung der Kohlensäure in den Lungenalveolen ist = 27 Mm. Hg. (Wolffberg[2]); also gegen jene Spannung von 41·04 des Blutes im rechten Herzen eine Differenz von ca. 14 Mm., welche die Kraft des Diffusionsstromes anzeigt, mit welcher Kohlensäure aus dem Lungenblute an die Alveolenluft abgegeben wird. Die Kohlensäure in den Lungenalveolen hat, wie wir aus Vierordt's Versuchen wissen, eine geringere Spannung, als die der Bronchien und der Exspirationsluft, folglich diffundirt dieselbe aus den Alveolen in die Bronchien und die Exspirationsluft; endlich noch eine Diffusion zwischen dieser und der Atmosphäre. Im Prinzip wird es nur auf die Differenz der Kohlensäurespannung zwischen der des Blutes und der in der Atmosphäre ankommen, wie ja schon gezeigt worden ist, dass die Kohlensäureabgabe unter Anderem von dem Kohlensäuregehalt der Atmosphäre abhängig ist. Schliesslich ist leicht verständlich, von welchem Werthe die Athembewegungen für den

[1] Strassburg. Die Topographie der Gasspannungen im thierischen Organismus. Pflüger's Archiv 1872.

[2] Wolffberg. Die Athmung der Lunge. Ebenda 1872.

Gaswechsel sein müssen, indem sie die mit Kohlensäure imprägnirte Luft fortschaffen und dafür stets neue kohlensäurefreie Luft einführen; sie erhöhen von Neuem die Spannungsdifferenz der Kohlensäure und beschleunigen deren Abgabe aus dem Blute.

Das Athmen in fremden Gasen, in verdichteter und verdünnter Luft.

Kein thierischer Organismus vermag auf die Dauer ohne Sauerstoff zu leben (s. Einleitung), doch ist das Sauerstoffbedürfniss bei den verschiedenen Thieren durchaus verschieden. Im Allgemeinen ist es bei den Kaltblütern geringer als bei den Warmblütern. Daher können die ersteren zeitweise den Sauerstoff entbehren, ohne in ihrer Existenz Schaden zu leiden. Dagegen ist es den Warmblütern durchaus unmöglich, auch nur die kürzeste Zeit auf die Zufuhr von Sauerstoff zur Athmung zu verzichten: sie gehen sehr schnell unter allgemeinen Krämpfen zu Grunde. Bei dem normalen Sauerstoffgehalt der Luft von 21 $^0/_0$ wird das Blut mit Sauerstoff nahezu gesättigt ($^9/_{10}$); sinkt der Sauerstoffgehalt der Luft auf 14 $^0/_0$, so ist dies für die Athmung ohne schädliche Folgen. Dagegen wird sie bei 7·5 $^0/_0$ schon erschwert, bei 4·5 $^0/_0$ nehmen die Beschwerden zu, bis das Individuum bei einem Sauerstoffgehalt der Luft von 3 $^0/_0$ erstickt.

Damit stimmen die Beobachtungen überein, welche man bei Versuchen im luftverdünnten Raume und beim Besteigen hoher Berge gemacht hat. Erst als die O-Spannung der eingeathmeten Luft auf 7—8 $^0/_0$ einer Atmosphäre gesunken war, trat erhöhte Respirationsfrequenz und bei noch geringerer Spannung grosse Ermüdung, Unfähigkeit zu Muskelbewegungen und Bewusstlosigkeit ein. Der Tod aber erfolgte erst bei 3—3$^1/_2$ $^0/_0$ einer Atmosphäre (Hoppe-Seyler). B. de Saussure erreichte die Spitze des Mont Blanc (4800 Meter Höhe) und A. v. Humboldt eine Höhe von 5000 Meter auf dem Chimborasso; beide klagten über Muskelschwäche, Herzklopfen, Athemnoth, Erbrechen, Ohnmacht und andere Unbequemlichkeiten. Boussingault gelangte auf dem Chimborasso zu 6000 Meter Höhe, ohne soviel zu leiden, wie seine Vorgänger. Noch höher sind Luftschiffer aufgestiegen: Tissandier und seine Genossen (1875) waren nach 1$^1/_2$ Stunden Aufstieg 5300 Meter hoch bei vollkommenem Wohlbefinden, nur die Respiration betrug 26 und die Pulsfrequenz 120—155 pro Minute; bei 7500 Meter waren sie noch bei voller Besinnung, doch etwas betäubt und schwach und unfähig ein Glied zu bewegen oder zu sprechen. Erst bei 8000 Meter schwand das Bewusstsein, das sich bei Tissandier nach einiger Zeit in Höhe von 6000 Meter wieder einstellte; seine Begleiter Sivel und Crocé-Spinelli waren todt. Ein für diesen Zweck konstruirtes Barometer zeigte, dass sie 8600 Meter Höhe mit ca. 262 mm. Hg-Druck erreicht hatten — offenbar die Grenze des Möglichen!

Die Herabsetzung der Puls- und Athemfrequenz, sowie die anderen Beschwerden in den angegebenen Beobachtungen scheinen Folge der verminderten O-Spannung in der Athmungsluft zu sein und sind durch Einathmen von reinem O zu beseitigen resp. zu ermässigen. Jene Beschwerden treten um so früher auf, je mehr Muskelanstrengungen gemacht werden, demnach bei Luftschifffahrten später, als bei Bergbesteigungen.

Bei der Athmung verdichteter Luft (Pneumatische Kabinette) ist beobachtet

worden, dass zunächst O-Aufnahme. und CO_2-Abgabe nur sehr unbedeutend zunehmen; so z. B. stieg in einem Versuche die O-Aufnahme von 19·4 auf 24·6 Volumprozent, die CO_2-Abgabe von 35·3 auf 36·4 Volumprozent, während der Druck auf 10 Atmospären gesteigert war; nur der N-Gehalt erfährt eine bedeutende Veränderung. P. Bert[1] hatte Thiere in Räume gebracht, in welchen die Luft bis zu 25 Atmosphären und noch mehr verdichtet werden konnte: in solchen Fällen treten in kurzer Zeit tetanische Krämpfe und schliesslich der Tod ein, ohne dass man die Todesursache hat eruiren können. Es findet also durch den O gewissermaassen eine Vergiftung statt, doch bilden sich unter dem hohen Drucke keine giftigen Substanzen im Blute, denn dieses Blut, anderen Thieren injizirt, ruft keine Störungen hervor. Dagegen sinkt der Stoffverbrauch, und Kohlensäure- wie Harnstoffausscheidung werden vermindert, ebenso die Temperatur (Unter diesen Druckhöhen gehen sonst leicht faulende Substanzen nicht in Fäulniss über). Angesichts dieser Thatsachen erinnert Pflüger an das merkwürdige Verhalten des aktiven Phosphors, der nur in verdünntem, nicht mehr in dichtem Sauerstoff leuchtet.

Wenn man den hohen Luftdruck, unter dem sich ein Thier einige Zeit befunden hat, sehr rasch wieder herabsetzt, so treten häufig Krämpfe ein, denen der Tod auf dem Fusse folgt. Man findet bei solchen Thieren in den grossen Venen und namentlich dem rechten Herzen Gasblasen, die offenbar aus dem Blute entwickelt nicht so schnell an die Lungenluft abgegeben werden konnten, als die Druckerniedrigung stattgefunden hatte. Diese Gasentwicklung stört die Cirkulation und ruft den Tod hervor, der vermieden werden kann, wenn man das Thier zu rechter Zeit wieder schnell unter erhöhten Luftdruck bringt (Hoppe-Seyler). Man muss daher den Uebergang aus verdichteter in die normale Luft stets ganz allmälig geschehen lassen, eine Regel von hoher praktischer Bedeutung für die Arbeiter, welche zeitweise in verdichteter Luft zu arbeiten haben (Strom- und Bergbauten).

Die übrigen Gase theilt man in folgender Weise ein:

I. Indifferente Gase; sie können zwar neben Sauerstoff ohne Schaden geathmet werden, sind aber selbst unfähig, den Athemprozess zu unterhalten, wie Stickgas und Wasserstoffgas.

Werden sie allein geathmet, so erstickt das Thier unter Krämpfen, weil eben der Sauerstoff in der Athmungsluft fehlt.

II. Irrespirable Gase; es sind solche Gase, welche in grösserer Menge gar nicht inspirirt werden können, weil sie eine krampfhafte Verschliessung der Stimmritze hervorrufen. In kleinerer Menge erregen sie Husten. Zu ihnen gehören: Chlorwasserstoffsäure, Fluorwasserstoffsäure, Untersalpetersäure, Ammoniak, Chlor u. s. w.

III. Giftige Gase; dieselben sind athembar, können aber den Athemprozess nicht unterhalten, führen vielmehr den Tod des Individuums herbei. Hierher gehören:

a) Kohlensäure, welche, in gewissen grösseren Quantitäten in der Einathmungsluft enthalten (4 % W. Müller), den Tod ohne Krämpfe herbeiführt. Stellt man ein Luftgemisch her, in welchem für normalen O-Gehalt gesorgt ist, so können bis zu 20 % CO_2

[1] P. Bert. La pression barométrique. Paris 1878.

in demselben vorhanden sein, ohne dass andere Erscheinungen, als eine Herabsetzung der Athem- und Pulsfrequenz eintreten. Eine Kohlensäurevergiftung mit vollständiger Narkose findet erst bei höherer Dosis (30 %) statt. Hierbei ist beobachtet worden, dass Thiere, welche der CO_2-Atmosphäre entzogen worden, unter heftigen Reizerscheinungen aus der Narkose erwachen (FRIEDLÄNDER u. HERTER).

b) Stickoxydulgas (DAVY), das allein geathmet giftig wirkt, aber mit Sauerstoff im Verhältniss von 70:30 gemischt das Leben zu unterhalten vermag, dabei aber narkotisirend wirkt. Diese Narkose ist indess eine beginnende Asphyxie, die bei weiterer Aufnahme des Gases bald in den Tod übergeht, weshalb es nur mit der allergrössten Vorsicht zu brauchen ist.

c) Kohlenoxyd, welches den Sauerstoff aus den rothen Blutkörperchen Volumen für Volumen austreibt und mit dem Hämoglobin eine feste Verbindung eingeht, die, wenn das Blut mit Kohlenoxyd nicht gesättigt ist, dadurch aufgehoben wird, dass der noch vorhandene Sauerstoff das Kohlenoxyd zu Kohlensäure oxydirt.

d) Schwefelwasserstoffgas, welches nach längerer Einwirkung dem Blute der Kaltblüter eine schmutzig grüne Farbe verleiht, während warmblütige Thiere den Erstickungstod sterben, bevor das Blut jene Farbe annehmen konnte. Diese grüne Färbung verdankt das Blut einem eigenthümlichen, offenbar nicht athmungsfähigen Hämoglobin, dem Schwefelmethämoglobin (HOPPE-SEYLER), das sich bei Anwesenheit des H_2S gebildet hat.

II. Mechanik der Athmung.

In- und Exspiration. Wenn man den Brustkorb eines Mannes betrachtet, so sieht man, dass derselbe periodisch wiederkehrende Bewegungen macht, durch welche er abwechselnd erweitert und verengert wird.

Nähere Betrachtungen ergeben, dass bei jeder Erweiterung des Thorax Luft aus der Atmosphäre in die Lungen eindringt, welche hierdurch ausgedehnt werden und den Bewegungen des Thorax folgen, während bei jeder Verengerung Luft aus den sich verkleinernden Lungen ausgetrieben wird. Werden diese periodischen Bewegungen auf irgend eine Weise unterbrochen, so erstickt das Iudividuum uach kürzester Zeit. Diese Beobachtung lehrt, dass das Luftbedürfniss des Mensohen ein viel grösseres ist, als dass es allein durch die langsame Diffusion, welche an der unbewegten Lungenfläche stattfindet, gedeckt werden könnte; es muss vielmehr eine ausgiebige Ventilation des Blutes in den Lungen stattfinden, indem fortwährend neue Luft eingeführt und die alte, verbrauchte wieder abgegeben wird.

Man nennt die Erweiterung der Lungen die Inspiration, die Verengerung die Exspiration, und der Ablauf dieser beiden Phasen stellt einen Athemzug dar. Mit Hülfe der graphischen Methode lässt sich der Vorgang der zeitlichen Verhältnisse bei der Athmung genauer studiren. Auf jede Inspiration folgt eine Exspiration, die von der nächsten Inspiration durch eine kleine Pause getrennt ist, bei ruhigem Athmen dauert die Inspiration kürzere Zeit als die Exspiration (Vierordt u. Ludwig).

Die Zahl der Athemzüge beträgt beim Erwachsenen ca. 18—20 während einer Minute; sie schwankt sehr beträchtlich:

1) nach dem Alter. Nach Quetelet ist das Verhältniss folgendes:

Neugeborene	44	im Mittel
5 Jahre	26	„ „
15—20 Jahre . . .	20	„ „
20—25 „ . . .	18·7	„ „
25—30 „ . . .	16	„ „
30—50 „ . . .	18·1	„ „

von Einfluss auf die Athemzahl 2) ist die Muskelthätigkeit, bei welcher sie zunimmt; schon das Stehen im Vergleich zum Sitzen vermehrt die Athemfrequenz, und beim Liegen ist sie noch geringer, als beim Sitzen.

3) Vermag der Wille die Anzahl der Athemzüge zu verändern u. z. sie zu verringern, zu vermehren oder sie vollständig aufhören zu machen, indess nur auf kurze Zeit, denn die eintretende Athemnoth löst gegen den Willen die nächste Athembewegung aus.

4) Kann die Athemzahl bei psychischen Affekten zunehmen. Ebenso wie die Athemfrequenz ist auch die Tiefe der Athemzüge veränderlich.

Die zeitlichen Verhältnisse bei der Athmung wurden zuerst von Vierordt und Ludwig graphisch dargestellt, indem sie einen Fühlhebel auf eine Stelle der vorderen Brustwand aufsetzten, der seine Exkursionen auf einen mit gleichmässiger Geschwindigkeit rotirenden Cylinder verzeichnete. Marey's Pneumograph besteht aus einem Gürtel, der in bestimmter Höhe um den Thorax befestigt wird; in seinem vorderen Theile enthält derselbe einen mit Luft gefüllten elastischen Cylinder, welcher die durch jede In- und Exspiration hervorgebrachte Luftverdichtung und -verdünnung vermittelst eines Gummirohres der Marey'schen Trommel mittheilt, durch welche diese Bewegungen auf der rotirenden Trommel registrirt werden.

Formveränderung des Thorax beim Athmen. Bei jeder Einathmung erweitert sich der Thorax nach drei Dimensionen und zwar in seinem Längendurchmesser von oben nach unten, in seinem Tiefendurchmesser von vorn nach hinten und in seinem Breitendurchmesser von einer Seite zur anderen. Durch die Zunahme der

beiden letzteren Durchmesser wird die Brust bei jeder Inspiration gewölbter. Die Zunahme des Längendurchmessers geschieht durch die Thätigkeit des Zwerchfelles, jenes Muskels, der die Brust- von der Bauchhöhle abschliesst. Derselbe ragt kuppelförmig, mit seinem Centrum tendineum auf der Höhe, in die Brusthöhle hinein. Wenn nun durch die beginnende Inspiration der Brustkorb gehoben wird, so flacht sich die Kuppel des Zwerchfells schon ein wenig ab und wird vollkommen glatt, wenn gleichzeitig die Kontraktion seiner Muskelfasern beginnt.

Die Bewegungen des Zwerchfelles üben einen Einfluss auf die Bauchhöhle aus, deren Inhalt unter höheren Druck versetzt der Lage zustrebt, durch welche sie eine solche Form erhält, dass sie bei grösstem Rauminhalt die kleinste Oberfläche einnimmt, d. i. die Kugelgestalt; die Bauchdecken werden also stärker gewölbt und die untersten Rippen nach aussen gedrängt, wie man bei tiefen Inspirationen deutlich fühlen kann.

Die Vergrösserung in den beiden anderen Durchmessern geschieht in folgender Weise: Je zwei Rippen, welche an der Wirbelsäule und vorn am Sternum befestigt sind, stellen einen Ring dar, welcher von oben hinten nach vorn unten gesenkt ist und zwar um so mehr, je tiefer sie liegen. Wird der Brustkorb gehoben, so entfernen sich die Rippen zugleich mit dem Brustbeine vermöge ihrer schiefen Richtung von der Wirbelsäule um so mehr, je weiter sie nach oben gehoben und der horizontalen Richtung genähert werden.

Dadurch müssen der Tiefen- und Breitendurchmesser vergrössert werden. Die Zwischenrippenräume werden bei der Erhebung des Brustkorbes um so grösser, je mehr sich die Rippen der horizontalen Lage nähern. Zugleich liegen die Rippen im natürlichen Zustande so, dass ihre Aussenfläche nicht allein nach aussen, sondern nach unten und aussen sieht (eine Ausnahme hiervon macht nur die erste Rippe, welche ihre Flächen nach oben und unten wendet); tritt nun die Erhebung der Rippen ein, so geschieht gleichzeitig eine Drehung (um eine durch das vordere und hintere Ende der Rippe gelegte Axe), so dass die nach unten sehende Aussenseite der Rippen gerade nach aussen gestellt wird. Mit der Erhebung des Brustkorbes ist stets verbunden eine durch ihre Elastizität bedingte Dehnung der Rippenknorpel, die der Exspiration zu Statten kommt.

Bei der Exspiration nehmen mit der Verkürzung der drei Durchmesser auch die Wölbung der Brust- und Bauchhöhle wieder ab.

Die Gesammtheit der Formveränderungen, welche während eines Athemzuges an Brust und Bauch beobachtet werden, stellt den Athemtypus des Individuums dar.

Grösse der Formveränderung des Thorax. Dieselbe kann bestimmt werden:

1) durch Messung der Zunahme des Tiefendurchmessers,
2) durch Messung des Umfanges des Thorax, und
3) durch Messung der ein- und ausgeathmeten Luftmenge.

Die Zunahme des Tiefendurchmessers beträgt nach Sibson bei männlichen Individuen vermittelst seines Thorakometers gemessen:

Untersuchte Gegenden.	Gewöhnliches ruhiges Athmen.	Tiefe Inspiration.
Mitte des Brustbeins zwischen den Knorpeln der 2. Rippe	0·03—0·06 Zoll	1·0 Zoll
Unterste Partie des Brustbeins	0·02—0·06 „	0·95 „
Mitte des Bauches	0·25—0·30 „	1·0 „

Die Vergrösserung des Thoraxumfanges während der Inspiration bestimmte Valentin mit einem Messbande und giebt eine Vergrösserung desselben, gemessen in der Höhe des Scrobiculus cordis, bei der tiefsten Inspiration um $^1/_7$—$^1/_{12}$ an; und ebensoviel unterhalb der Schulterblätter; in der Höhe der Brustwarzen fand Sibson die Vergrösserung im Mittel um $^1/_{10}$.

Das beste Maass für die Grösse der Veränderung des Thorax bietet die Feststellung der ein- und ausgeathmeten Luftmenge mit Hülfe des Spirometers von Hutchinson. Die „Respirationsluft“, d. h. die Quantität, welche bei ruhiger Athmung geathmet wird, beträgt 500 Kubikcentimeter, eine Zahl, die nicht nur bei verschiedenen Individuen, sondern auch in verschiedenen Zuständen des Körpers, nach Ruhe, Bewegung u. s. w. vielen Schwankungen unterliegt. „Reserveluft“ ist die Quantität, welche nach einer gewöhnlichen Exspiration durch eine Anstrengung der Exspirationsmuskeln noch ausgeathmet werden kann, sie beträgt 1248—1804 Kubikcentimeter; die darnach noch in der Lunge zurückbleibende, nur in der Leiche messbare Luft, „rückständige Luft“, veranschlagt Hutchinson zu 1230—1640 Kubikcentimeter.

Die Vitalkapazität der Lunge nennt man diejenige Luftmenge, welche nach einer möglichst tiefen Inspiration vermittelst einer möglichst tiefen Exspiration ausgeathmet werden kann: sie ist das Maass des möglichst grossen Luftwechsels und beträgt durchschnittlich 3772 Kubikcentimeter. Dieselbe hängt ab: 1) von der absoluten Grösse des Brustkorbes, 2) von der Grösse der den Brustkorb erweiternden Kräfte, d. h. von der Energie der Athemmuskeln, 3) von der Grösse der Widerstände, welche sich der Muskelthätigkeit entgegenstellen: Elastizität der Knorpel und Füllung des Unterleibes, wodurch das Zwerchfell nicht tief genug abwärts steigen kann, 4) von der Ausdehnungsfähigkeit der Lungen.

Mit dem Spirometer pflegt man sich über den gesunden oder krankhaften Zustand der Lungen zu unterrichten. Es ist aus dieser Zusammenstellung leicht ersichtlich, dass auf jenen Zustand sicher nur dann geschlossen werden kann, wenn die drei ersten Faktoren genügend berücksichtigt sind. So kann z. B., was bei alten Leuten vorkommt, eine Verknöcherung der Rippenknorpel vorhanden sein oder nach schweren Krankheiten die Energie der Respirationsmuskeln sehr gering sein, wodurch sich eine geringe Vitalkapazität der Lungen ergeben würde, ohne dass die Lungen erkrankt wären.

Nach Arnold ist die Vitalkapazität der Lungen verschieden bei Männern und Frauen und zwar bei letzteren geringer; ferner hängt sie ab von der Länge der Person: bei längeren Personen ist sie grösser, als bei kleineren. Von grossem Einflusse ist die Lebensweise der Individuen. Arnold theilt sie nach derselben in 3 Klassen ein: 1) Solche, die viel sitzen mit geringer Kapazität, 2) Solche, die sich viel im Freien bewegen mit grosser Kapazität, 3) für mässig viel Sitzende mit mittlerer Kapazität. Bei Untersuchungen benutzt man als Norm das Stehen, beim Sitzen und Liegen ist die Vitalkapazität geringer.

Der Athmungstypus der Frauen ist bei ruhiger Athmung ein anderer als bei Männern. Bei letzteren nämlich sieht man während der Inspiration fast gar keine Rippenbewegung, sondern nur eine Hervorwölbung der Oberbauchgegend, welche durch das Herabsteigen des Zwerchfells hervorgerufen ist; man nennt diesen Athemtypus den Abdominaltypus. Bei Frauen überwiegt dagegen bei ruhigem Athmen die Bewegung der Rippen; die Hervorwölbung der Oberbauchgegend ist nur gering, die grösste Umfangszunahme zeigt die Gegend oberhalb der Brustwarzen (Wogen des Busens). Dieser Athmungstypus heisst der Costaltypus. Wenn sich die Athemzüge vertiefen, so vermischen sich diese Unterschiede und fallen endlich bei möglichst tiefer Inspiration weg. Bei dieser findet die grösste Aenderung des medianen Durchmessers in beiden Geschlechtern am oberen Theile des Thorax statt; diesen gemischten Athmungstypus nennt man den Costoabdominaltypus.

Nach Sibson ist der Costaltypus der Frauen Folge ihrer Kleidung, namentlich der beengenden Corsets und soll der Unterschied des Athmungstypus bei Kindern fortfallen; ebenso ist er während des Schlafes geringer. Das bestreiten indess Boerhave und Hutchinson; letzterer besonders will den Unterschied bei Kindern auch noch gesehen haben. Vielmehr bringen sie den Costaltypus der Frauen in Verbindung mit der Schwangerschaft, bei welcher der Abdominaltypus hinderlich sein würde. Dieser Athemtypus scheint sich nun durch Anpassung auf die weiblichen Nachkommen vererbt zu haben.

Sibson's Thorakometer zur Ermittlung des medianen Durchmessers der Brust besteht aus einer kupfernen Platte, auf welche die zu untersuchende Person gelegt wird. Vertikal darauf steht eine Säule, an welcher sich ein zur Platte paralleler, an der vertikalen Säule verschiebbarer Arm befindet, der ein senkrecht absteigendes Stück hat, welches auf die Vorderfläche der Brust zu liegen kommt. Die Bewegungen des absteigenden Stückes wirken auf einen Zeiger an einem Zifferblatte, wo sie als $^{1}/_{100}$ Zolle abgelesen werden können. Das Spirometer von Hutchinson besteht aus einem Blechcylinder, der unten ganz offen, oben an zwei Schnuren aufgehängt ist, die über Rollen laufen und mit zwei Gewichten belastet sind, die den Cylinder balanciren. Dieser Cylinder steckt in einem zweiten mit Wasser gefüllten Cylinder, aus welchem eine kupferne Röhre heraustritt, die ein Mundstück von Elfenbein besitzt. Die Versuchsperson, deren Vitalkapazität bestimmt werden soll, lässt man tief einathmen und bei aufrechter Stellung durch

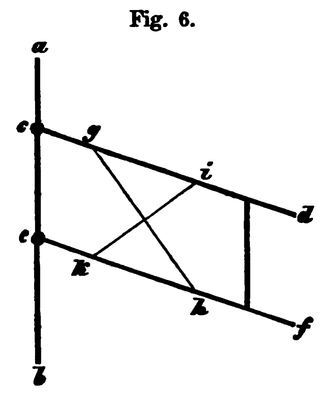
die zuletzt erwähnte Röhre möglichst tief ausathmen. Die ausgeathmete Luft gelangt durch die kupferne Röhre in den oberen Cylinder, der sich aus dem im anderen Cylinder enthaltenen Wasser erhebt, und an einer Skala ist abzulesen, wie viel Luft eingedrungen ist. Ein in dem kupfernen Rohre angebrachter Hahn kann die ausgeathmete Luft abschliessen. Wenn man den beweglichen Cylinder des Spirometers mit einem Schreibhebel versieht, so lassen sich die Volumenänderungen des Lungenraumes auf einer rotirenden Trommel aufschreiben (Panum); eine vollkommenere Form dieses Apparates ist der Aëroplethysmograph (Gad).

Die Kräfte, durch welche die Formveränderungen des Thorax beim Athmen erzeugt werden, sind Muskelkräfte. Sie gehören einem System von Muskeln an, welche die Athemmuskeln genannt werden. Dieselben haben, um die Formveränderungen zu ermöglichen, folgende Arbeit zu leisten: 1) den Brustkorb zu heben; 2) die Elastizität der Lungen zu überwinden, da der Luftdruck, weil sie luftdicht in den Brustkorb eingefügt sind (s. unten), nur auf ihre innere Oberfläche zu wirken vermag und sie zwingt, den Bewegungen des Thorax zu folgen; 3) den Widerstand der elastischen Rippenknorpel, die bei der Hebung des Rippenringes gebogen werden, und 4) den Widerstand, den die mit Gas gefüllten Därme ihrer Kompression, sowie die Bauchwandungen ihrer Ausdehnung entgegensetzen, zu überwinden. Der bedeutendste der Athemmuskeln ist das Zwerchfell, welches bei der ruhigen Athmung des Mannes fast allein genügt, um die Formveränderung des Brustraumes während der Inspiration zu erzeugen. Bei dem costalen Athemtypus der Frauen, sowie dem Costoabdominaltypus des Mannes treten mit dem Zwerchfell alle diejenigen Muskeln in Aktion, welche bei dieser Einathmung sich verkürzen, demnach ihre Insertionspunkte einander nähern. Es sind dies die äusseren Zwischenrippenmuskeln, die Mm. intercostales externi und alle diejenigen Muskeln, welche vom Stamme zu den Rippen verlaufen, wie die Levatores costarum longi und breves, sowie der Serratus posticus superior, nicht aber die Muskeln, welche vom Schultergürtel zu den Rippen ziehen. Nur in dem Falle, wenn Athemnoth, „Dyspnoë", eintritt oder schon in dem Uebergange zu derselben treten auch diese Muskeln, die sogenannten accessorischen Athemmuskeln, als Rippenheber in Funktion.

Die ruhige Exspiration ist ein passiver Vorgang. Wenn die Thätigkeit der Inspirationsmuskeln aufgehört hat, so streben alle Theile ihrer Ruhelage zu: die Lungen verkleinern sich vermöge ihrer elastischen Kraft und der Thorax sinkt durch seine eigene Schwere herunter. Ist die Exspiration aber eine angestrengte, so wird sie aktiv und es treten die Exspirationsmuskeln in Thätigkeit. Es sind das die Mm. intercostales interni, serratus post. inferior, latissimus dorsi; rectus, obliquus und transversus abdominis, quadratus lumbi.

Dass die Thätigkeit der Mm. intercostales externi in der That die Rippen zu heben und die der interni die Rippen zu senken vermag, lässt sich in folgender Weise darthun: Sei (Figur 6) *ab* die Wirbelsäule, *cd* und *ef* zwei Rippen, welche in *c* und *e* an der Wirbelsäule fixirt in diesen beiden Punkten drehbar sind (Gelenke), seien ferner *gh* die Mm. intercostales externi und *ik* die interni, so greift, wenn die Muskeln in Thätigkeit gerathen, der M. externus *gh* an dem längeren Hebelarme *eh* an und wird daher, die gleiche Kraft vorausgesetzt, die Rippen heben. Im umgekehrten Falle, wenn die Rippen horizontal in Inspirationsstellung stehen, greift der M. internus am längeren Hebelarm *ci* an und wird die Rippen senken.

Fig. 6.



Schema der Wirkung der Intercostalmuskeln.

Die Athemmuskeln und deren Nerven.

	Inspiration.		Exspiration.	
Ruhige Athmung	Diaphragma.	Nerv. phren.	Die elastischen Kräfte, Schwere des Thorax u. s. w.	
	Intercost. ext.	Nn. intercost.		
	Levatores cost. longi et brev.	Plex. cervicalis und brachialis	Serrat. post. inferior	Plex. brachialis.
	Serratus postic. superior		Latissimus dorsi	
Angestrengte Athmung	Scaleni		Intercost. interni	Nervi intercost.
	Sternocleidomastoideus		Triangularis sterni	Nervi dorsalis
	Cucullaris		Rectus abdominis	Nervi abdominales
	Pectoralis minor		Obliquus „	
	Rhomboidei		Transversus „	
	Serratus antic. major		Quadratus lumbor.	Plex. lumbalis.

Bewegung der Lungen. Wenn man bei einem lebenden Kaninchen die Rippenpleura in genügender Ausdehnung frei legt, so sieht man die Lungen ab- und aufsteigen, indem sie den Formveränderungen des Thorax entsprechende Bewegungen ausführen, wobei sich Pleura costalis und pulmonalis aneinander verschieben. Daraus folgt, dass jedes Lungenbläschen bei der Abnahme des Brustraumes zusammenfällt und einen Theil seines Inhaltes austreibt; bei der Zunahme des Brustraumes dagegen erweitert sich jedes Lungenbläschen und nimmt Luft auf. Die Verschiebung der Lungen geschieht nicht in allen ihren Theilen gleichmässig; unbeweglich bleibt nämlich die Spitze und der hintere Rand der Lunge an der Wirbelsäule, sodass eine Bewegung nach zwei Richtungen von oben nach unten und von innen nach aussen entsteht, woraus sich eine diagonale Bewegung von oben und innen nach aussen und unten komponirt. Diese Bewegung wird in der That von den hinteren Lungenpartien ausgeführt, während der vordere Lungenrand sie, wie man deutlich sehen kann, von oben und aussen nach unten und innen fortsetzt.

Bei diesen Bewegungen wird jedes Lungenbläschen um gleichviel verschoben; da aber jedes derselben die Summe der Ausdehnungen der hinter ihm gelegenen Bläschen mitmachen muss, so wird es um so mehr verschoben, je weiter entfernt es von dem festen Punkte sich befindet. Beim gewöhnlichen Athmen steigt der untere Lungenrand in der Parasternallinie bis zur 6. und 7. Rippe herunter, doch kann derselbe bei tiefer Inspiration hinten die 11. Rippe erreichen. Die vorderen Ränder der Lungen nähern sich einander bei jeder Inspiration, so dass sie bei tiefer Inspiration fast den ganzen Herzbeutel bedecken und nur durch die Blätter des Mediastinums getrennt bleiben, während bei jeder tiefen Exspiration dieselben Lungenränder zurücktreten und das Herz mit einem grossen Theile seiner Vorderfläche unmittelbar an der Brustwand anliegt.

Das Einströmen der Luft durch den Kehlkopf in die Lungen erzeugt die sogenannten Athemgeräusche. Legt man das Ohr direkt oder indirekt (mit Hülfe des Stethoskops) an den Kehlkopf, so hört man ein klangartiges Geräusch, welches einen hauchenden Charakter (h oder ch) hat und „bronchiales Athmungsgeräusch" genannt wird. Ueber den Lungen hört man ein Geräusch von schlürfendem Charakter (f), das man „vesikuläres Athmungsgeräusch" nennt.

Druckverhältnisse in der Lunge beim Athmen. Da die Athembewegungen von stetigen räumlichen Veränderungen des Brustraumes begleitet sind und die Lungen, da sie luftdicht in den Brustkorb eingefügt sind, den Bewegungen desselben folgen müssen, so wird der Druck im Brustraume und in den Lungen fortwährenden Veränderungen unterworfen sein, die man messen kann, indem man in die Trachea eines Thieres seitlich eine Kanüle einsetzt und dieselbe mit einem Quecksilbermanometer in Verbindung bringt, oder indem man in das Nasenloch eines Menschen einen Gummischlauch, der mit dem gleichen Manometer verbunden ist, einführt und das zweite Nasenloch schliesst. Nach dieser Methode fand Donders[1], dass im Allgemeinen bei jeder Inspiration der Luftdruck in den Lungen unter den atmosphärischen sinkt, also negativ wird, bei jeder Exspiration dagegen steigt, also positiv wird. Beim ruhigen Athmen ist der Unterschied nur ein geringer: es beträgt der positive Exspirationsdruck 2—3 Mm. Quecksilber, der negative Inspirationsdruck nur — 1 Mm.; doch kann der Unterschied bei tiefem Athmen sehr bedeutend werden. Am grössten fand ihn Donders, wenn Nase und Mund geschlossen wurden und eine möglichst tiefe In- und Exspiration ausgeführt wird. Unter solchen Umständen war der negative Inspirationsdruck = — 57 Mm., der positive Exspirationsdruck = 87 Mm. Quecksilber. Es ist also der negative Inspirationsdruck um 30 Mm. geringer, als der positive Exspirationsdruck, wonach die Kraft der Inspirations-

[1] Donders. Physiologie d. Menschen. Bd. I. 1856.

muskeln auch geringer erscheint, als die der Exspiration. In Wirklichkeit ist das nicht der Fall, denn während der Inspiration müssen Widerstände überwunden werden, die der Exspiration gerade förderlich sind, so z. B. die Schwere des Thorax, die Elastizität der Knorpel etc.; vor Allem aber die Elastizität der Lungen. Dieselbe wird gemessen durch ein Manometer, das man luftdicht in die Trachea einer Leiche befestigt und danach den Pleuraraum ohne Verletzung der Lungen eröffnet; sie beträgt 6 Mm. Hg; wurde vorher eine grössere Menge Luft entsprechend einer tiefen Inspiration eingeblasen, so kann sie 30 Mm. Hg. betragen. Nach DONDERS beträgt die elastische Kraft der Lungen bei ruhiger Einathmung 9 Mm., bei ruhiger Ausathmung 7·5 Mm. Hg. Diesen Widerstand müssen die Inspirationsmuskeln überwinden, während derselbe die Exspiration fördert. Addirt man jetzt zu dem negativen Inspirationsdruck von 57 noch den Widerstand der Lungen von 30 hinzu, so findet man die Kraft der Inspirationsmuskeln = 87 Mm., wobei noch das Gewicht des Thorax u. s. w. zu berechnen ist; für die Exspirationsmuskeln ergiebt sich die Kraft = 87 — 6 = 81 Mm. Es ist also die Kraft der Inspirationsmuskeln grösser als die der Exspiratoren; dass ihre Arbeit eine bedeutende ist, wird ersichtlich, wenn man die beiden Werthe mit der Oberfläche des Thorax multiplizirt.

Aus dem Steigen des in die Trachea einer Leiche luftdicht eingefügten Manometers bei Eröffnung der Brusthöhle folgt, dass die Lungen im Thorax über ihr elastisches Gleichgewicht ausgedehnt sind. Sie haben also stets das Bestreben sich zusammenzuziehen, das sie zum Maximum fortsetzen würden, wenn sie nicht in Folge ihrer luftdichten Einfügung in den Thorax durch den auf ihre innere Fläche wirkenden Luftdruck gezwungen würden, sich nur so weit auszudehnen oder zu verkleinern, als es der Brustkorb selbst thut. Aus diesem fortwährenden Bestreben der Lungen, sich zusammenzuziehen, muss schon, abgesehen von allen anderen Faktoren, sobald der Zug der Inspirationsmuskeln aufhört, auf jede Inspiration die Exspiration folgen, sodass die letztere ganz passiv vor sich geht, doch ist leicht möglich, dass, um die Luft mit der nöthigen Schnelligkeit auszutreiben, die Aktion der Mm. intercost. interni nöthig sein dürfte.

Eröffnet man bei einem lebenden Thiere den Pleuraraum, so tritt sofort Luft in denselben ein und die Athmung hört vollkommen auf. Das hat folgenden Grund: Die Lungen sind in den Brustkasten, auf welchem der volle Atmosphärendruck (760 Mm.) lastet, luftdicht so eingefügt, dass Lungenoberfläche und innere Brustwand einander stets berühren müssen. In Folge der Starre der Brustwand kann der Luftdruck auf den Pleuraraum nur von dem Binnenraum der Lungen, welcher mit der Atmospäre in Verbindung steht, einwirken, und zwar wird der Druck

dort stets um soviel geringer sein müssen, als die jeweilige elastische Kraft der Lungen, die dem Druck entgegenwirkt, beträgt. Während der ruhigen Athmung, wo der Druck in den Lungen selbst während In- und Exspiration je 759 und 763 Mm. Hg. beträgt, also der auf der äusseren Fläche der Lunge und der inneren Brustwand lastende Druck je 750 und 756·5 Mm. gross ist, mithin negativ bleibt, muss bei Eröffnung einer Pleurahöhle sofort Luft in dieselbe eintreten. Dagegen ist bei tiefer und angestrengter Athmung, wo der Druck in den Lungen je 703 und 847 Mm. beträgt, der entsprechende Druck in dem Pleuraraume je 673 und 841; es würde in diesem Falle nur während der Inspiration Luft in den Pleuraraum eintreten, während der Exspiration würde aber umgekehrt Luft aus dem Pleuraraume austreten.

Der Tod nach Eröffnung der Brusthöhle tritt ein, weil die Lungen nicht mehr ausgedehnt werden können, da der auf die innere Fläche der Lungen wirkende, um die elastische Kraft derselben verminderte Luftdruck den auf die äussere Lungenoberfläche mit voller Atmosphäre unverändert wirkenden Luftdruck nicht überwinden kann.

Diese Druckverhältnisse im Thorax haben einen sehr grossen Einfluss auf die Blutbewegung (S. 57), da das Centrum der Blutbewegung, das Herz und die grossen Gefässe bei ihrer Lage im Brustkorbe dem gleichen Drucke ausgesetzt sind, wie der gesammte Pleuaraum. Auf ihnen lastet also ebenfalls nur der um die jeweilige elastische Kraft der Lunge verminderte Druck, der in den Lungen selbst herrscht. Da nun Herz und Blutgefässe bei ruhiger Athmung stets unter negativem Drucke stehen, so wird in beiden Athemphasen eine Aspiration des Blutes aus den extrathorakalen unter dem vollen Atmosphärendrucke stehenden Gefässen stattfinden können. Anders bei angestrengter tiefer Athmung, wo die Verhältnisse quantitativ sehr verschieden sind. Während der Inspiration, wo das Herz unter negativem Druck steht, kann die Aspiration des Blutes stattfinden, während der Exspiration aber, wo der auf dem Herzen lastende Druck bedeutend positiv wird, muss der Blutabfluss zum Herzen gehemmt sein.

Der negative Druck im Thorax hat ferner den Werth, dass die Lunge auch während der Respirationspause mit einer gewissen Luftmenge gefüllt bleibt, sodass der Gasaustausch mit dem Blute ununterbrochen fortdauert und bei normaler Respiration in konstanter Stärke unterhalten wird (J. Bernstein).

Die Athembewegungen, welche der Brustkorb ausführt, werden von den sogenannten „konkomitirenden Athembewegungen“ der Nasenflügel und des Kehlkopfes begleitet. Bei jeder Inspiration werden die Nasenlöcher verengert und der Kehlkopf nach abwärts gezogen, bei jeder Exspiration werden die Nasenlöcher erweitert und der Kehlkopf rückt in die Höhe. Die Stimmritze ist während des ruhigen Athmens weit geöffnet und bildet eine längsovale Spalte (Czermak).

Innervation der Athembewegungen.

Ursache der Athembewegungen. Man nennt nach J. Rosenthal[1] den Zustand der normalen Athmung die Eupnoë, den der er-

[1] J. Rosenthal. Die Athembewegungen etc. Berlin 1862.

schwerten Athmung oder Athemnoth die Dyspnoë und einen dritten Zustand, den der Athmungspause, die Apnoë, welch' letztere hervorgerufen wird dadurch, dass man reichliche Lufteinblasungen in die Lunge macht und das Blut mit Sauerstoff sättigt: es können so die Athembewegungen bis zu einer Minute pausiren. Dann erst beginnen die Athembewegungen von Neuem, da inzwischen ein Theil des Sauerstoffs wieder verzehrt ist. Die Athmung, dem Willenseinfluss grösstentheils entzogen, ist ein rhythmischer Vorgang, der vom centralen Nervensystem und gewissen Zuständen des Blutes abhängig ist. FLOURENS hatte gefunden, dass die Verletzung einer cirkumskripten Stelle in der Med. oblongata augenblicklichen Tod zur Folge hat, weshalb er diesen Punkt „Point oder Noeud vital" nannte; er liegt in der Rautengrube an der Spitze des Calamus scriptorius und ist das Centrum, welches die Athembewegungen anregt: das „Athemcentrum". Welches sind nun die Reize, durch welche jenes Athemcentrum zur Thätigkeit veranlasst wird? Betrachtet man die drei Zusände der Apnoë, Eupnoë, Dyspnoë nach einander, so ergiebt sich, dass dieselben wesentlich durch die verschiedenen Mengen von Sauerstoff, die im Blute vorhanden sind, hervorgerufen werden, derart, dass bei vollständiger Sättigung des Blutes mit Sauerstoff Apnoë eintritt, d. h. die Athembewegungen vollkommen aufhören; ist der Sauerstoffgehalt des Blutes nur gering, so tritt Dyspnoë, d. h. verstärkte Athembewegung auf, während die Eupnoë in der Mitte zwischen beiden liegt. Es steht also die Intensität der Athembewegung in einem bestimmt nachweisbaren Verhältniss zum Sauerstoffgehalt des Blutes. Da sich aber die Apnoë, Dyspnoë u. s. w. auch hervorrufen lassen, wenn man nur den Gasgehalt der Medulla oblongata in der entsprechenden Weise verändert, so stehen die Athembewegungen weiterhin in direktester Beziehung zum Sauerstoffgehalt des Blutes in dem verlängertem Marke und zwar in der Weise, dass mit abnehmendem Sauerstoffgehalte die Athembewegungen zunehmen und umgekehrt; also giebt, wie ROSENTHAL in der That gezeigt hat, der Mangel an Sauerstoff den Reiz für das Athemcentrum ab. (Der Mangel an Sauerstoff wirkt reizend heisst nichts anderes, als dass durch sein Fehlen sich jene schon oben erwähnten leicht reduzirenden Substanzen, wie Milchsäure u. s. w., im Blute anhäufen und reizend wirken.)

Das ist auch der Grund, weshalb das Kind im Uterus nicht athmet, weil das seiner Med. oblongata zugeführte Blut nicht venös genug ist; es befindet sich also gewissermassen in dieser ganzen Zeit im Zustande der Apnoë. Der erste Athemzug ist die Folge der Trennung des kindlichen vom mütterlichen Kreislauf, der eintretende Sauerstoffmangel löst jenen aus. So können auch innerhalb des Uterus Athembewegungen auftreten, wenn der Placentarkreislauf z. B. durch Kompression der Nabelschnur gestört wird.

Wirkung des N. vagus auf die Athembewegungen. Wird

der N. vagus auf einer Seite durchschnitten, so sieht man keine Veränderung der Athembewegungen, dagegen um so mehr, wenn beide Vagi am Halse durchschnitten werden: es sinkt die Athemfrequenz sofort ausserordentlich; die Anzahl der Athemzüge in der Minute kann sich auf den 4.—6. Theil verringern; gleichzeitig werden sie aber bedeutend tiefer, die Einathmungen sind ausserordentlich verlängert, die Ausathmungen kürzer, und sie erfolgen stossweise. Schliesst man die Möglichkeit, dass die erschwerte Athmung die Folge der gleichzeitig mit der Lähmung des Kehlkopfes eintretenden Verengerung der Stimmritze und des dadurch behinderten Luftzutrittes zu den Lungen sei, aus, indem man das Thier durch eine Luftröhrenkanüle athmen lässt (was an der ganzen Erscheinung nichts ändert), so folgt aus diesem Versuch: 1) dass die Athmung auch ohne die Thätigkeit der Nn. vagi vor sich gehen kann; 2) dass aber, da die Athembewegungen verändert sind, den Nn. vagi ein gewisser Einfluss für die Erhaltung der normalen Athmung zugeschrieben werden muss. In welcher Weise sich dieser Einfluss äussert, erfährt man aus den Versuchen von L. TRAUBE[1] und J. ROSENTHAL. Dieselben fanden, dass nach doppelseitiger Vagusdurchschneidung die Reizung des centralen Endes des einen oder beider Nerven mit schwachen Strömen eine Erhöhung der gesunkenen Athemzahl bis zur Norm, Reizung mit starken Strömung Stillstand der Athmung in Inspirationsstellung herbeiführt; ROSENTHAL fand weiter, dass Reizung des centralen Endes des N. laryngeus superior mit schwachen Strömen die Athemzahl vermindert, mit starken Strömen Stillstand der Athmung in Exspirationsstellung zur Folge hat. Ferner ist im Zustande der Apnoë jede irgendwie ausgeführte Reizung auf den Vagusstamm oder seinen Zweig ohne allen Erfolg auf die Athembewegungen; weiter ist das in einer bestimmten Zeit respirirte Luftvolumen vor und nach der Durchschneidung der N. vagi, trotz der veränderten Athemfrequenz, etwa das gleiche, sowie die chemische Zusammensetzung der Athemluft, wenigstens anfangs, unverändert (VOIT u. RAUBER). Endlich hat man gefunden, dass nach Eliminirung des Einflusses der beiden Vagi eine bedeutende Steigerung der Athemanstrengung eintritt (GAD). Während in den bisherigen Versuchen wesentlich der elektrische Reiz angewendet wurde, wiesen HERING und BREUER[2] nach, dass physiologisch, also an den peripheren Vagusenden, ein Reiz einwirkt, der abwechselnd durch die Ausdehnung und Zusammenziehung der Lunge erzeugt wird. Sie fanden, dass auf jede künstliche Erweiterung der Lunge eine Exspirationsbewegung, auf jede Verkleinerung der Lunge eine Inspirationsbewegung folge; werden die Vagi durchschnitten, so fällt diese Erscheinung weg.

[1] TRAUBE. Gesammelte Abhandlungen zur Pathologie u. Physiologie. 1871. Bd. I.

[2] HERING und BREUER. Die Selbststeuerung der Athmung durch den N. vagus. Sitzungsberichte der Wiener Akademie 1868.

Es giebt demnach jede Inspiration den Reiz für die nächste Exspiration ab, indem sie sich selbst unterbricht, und in gleicher Weise die Exspiration wieder den Reiz für die nächste Inspiration; beide Reize werden in der Bahn des N. vagus geleitet, der also inspiratorische und exspiratorische Fasern enthält. Die ganze Erscheinung nennen HERING und BREUER die „Selbststeuerung der Athmung durch den N. vagus“; zugleich ist verständlich, dass nach Durchschneidung beider Vagi, da der periphere Reiz, der sonst auf ihre pulmonalen Enden wirkt, fortfällt, die Athemfrequenz bedeutend abnehmen muss.

Wenn man das centrale Ende des durchschnittenen Vagusstammes nicht elektrisch, sondern chemisch oder mechanisch reizt, so tritt Stillstand der Athmung in Exspiration ein (O. LANGENDORFF).

Weshalb die Athembewegungen trotz des stetig wirkenden Reizes doch rhythmische sind und wie man sich den Einfluss der Nn. vagi zu denken hat, wird später erörtert werden.

Schwache Reizung sensibler Hautnerven beschleunigt, starke Reizung verlangsamt die Athembewegungen (M. SCHIFF). Sehr empfindlich sind in dieser Richtung die Nasenäste des N. trigeminus: Tabakrauch (Nicotin) in die Nase geblasen, oder Einathmung von Ammoniak- oder Chloroformdämpfen ruft bei Kaninchen einen lange dauernden Athmungsstillstand in Exspiration hervor (HERING und KRATSCHMER). Ebenso exspiratorisch wirkt die elektrische Reizung des centralen Splanchnicusstumpfes (PFLÜGER und GRAHAM).

§. 2. Hautathmung.

An der äusseren Haut des Körpers findet ein der Lungenathmung ähnlicher Gaswechsel statt, die Hautathmung, welche aber der ersteren bei Weitem nachsteht. Die Haut nimmt ebenfalls Sauerstoff auf und giebt dafür Kohlensäure ab. Die Sauerstoffaufnahme an der Haut verhält sich zu der in den Lungen = 1 : 131 (GERLACH).

Man untersucht den Gaswecksel der Haut in der Weise, dass man luftdicht auf die Haut Glasglocken aufsetzt und die Luft vorher und nachher analysirt; oder REGNAULT und REISET brachten ihren Hund in die Glocke, liessen ihn aber den Kopf nach aussen stecken, sodass in die Glocke nur die Produkte der Hautathmung gelangten, während die der Lungenathmung nach aussen abgeführt wurden.

Während die Hautathmung bei den warmblütigen Thieren wohl keine Bedeutung hat, ist dieselbe bei den Fröschen ausserordentlich entwickelt und übertrifft nach BIDDER sogar ihre Lungenathmung, sodass ein Frosch viele Tage ohne jede Athembewegung, selbst nach Exstirpation seiner Lungen leben kann.

Wird ein Thier vollständig mit einem impermeablen Firniss überzogen, so geht es sehr bald zu Grunde, aber nicht, wie man lange geglaubt hat, in Folge der aufgehobenen Hautathmung, sondern in Folge zu grosser Abkühlung durch die stark erweiterten Hautgefässe (ROSENTHAL und LASCHKEWITSH).

Die Erstickung (Suffokation).

Alle Umstände, durch welche das Blut verhindert wird, im Besitze einer bestimmten Sauerstoffmenge (s. oben) zu bleiben, führen zu Erscheinungen, welche man Erstickung (Suffokation) nennt. Diese Umstände können folgende drei sein: 1) der Luftzutritt zu den Lungen wird durch mechanische Hindernisse gestört, indem die Luftwege auf irgend eine Weise unwegsam geworden sind (Zuklemmen der Luftröhre, Fremdkörper, Geschwülste u. s. w. in der Umgebung der Luftröhre); 2) die Athemluft ist ihres Sauerstoffes beraubt; 3) der Sauerstoff wird aus dem Blute ausgetrieben durch Körper, welche mit dem Hämoglobin festere Verbindungen eingehen (Kohlenoxydgas) oder welche das Hämoglobin zersetzen.

Das Bild der Erstickung ist folgendes: Die Athemzüge werden seltener und tiefer, die Pupillen verengern sich, es treten die accessorischen Athemmuskeln in Thätigkeit, denen bald Krämpfe sämmtlicher Körpermuskeln folgen. Eine gleichzeitige Folge des Sauerstoffmangels ist die Erregung des Vagus- und Gefässcentrums in dem verlängerten Marke (s. oben), wodurch der Herzschlag vermindert und der Blutdruck gesteigert ist. Bald hören die Krämpfe auf und es tritt das Stadium der „Asphyxie" ein, in welchem das Thier ohne Athmung und ohne fühlbaren Puls daliegt, bei sehr schwachem Herzschlage und mit weiten Pupillen. Um diese Zeit ist das Thier durch künstliche Lufteinblasungen noch zu retten (ausgenommen sind die Erstickungen, die in Folge der oben unter 3) angeführten Ursachen eintreten); sonst geht der Zustand in den Tod über.

Das Erstickungsblut ist nahezu frei von Sauerstoff (s. oben), deshalb dunkelroth, fast schwarz und zeigt im Spektroskop den Absorptionsstreifen des reduzirten Hämoglobin.

Die Athmung der Thiere. Die Thiere athmen entweder direkt die atmosphärische Luft, oder sie athmen die im Wasser absorbirte Luft. Die Athmung in Luft geschieht durch Lungen (Säugethiere, Vögel, Amphibien und Reptilien im erwachsenen Zustande) oder durch Tracheen, Luftkanäle (Arthropoden). Die Athmung im Wasser wird unterhalten durch Kiemen (Amphibien und Reptilien im Larvenzustande, Fische, Mollusken mit Ausnahme der Lungenschnecken Helix und Limax, Crustaceen u. A.) oder durch Wassergefässe (Würmer, Strahlthiere und Räderthiere). Sehr niedere Thiere, deren Athembedürfniss ein sehr geringes ist, haben keine besonderen Athemwerkzeuge, sondern nehmen an ihrer gesammten Körperoberfläche das Athemgas auf.

Drittes Kapitel.

Die Ausgaben des Blutes an flüssigen Bestandtheilen (Sekretion und Exkretion).[1]

Die Ausgaben, welche das Blut von seinen flüssigen Bestandtheilen macht, verlassen dasselbe wohl ausschliesslich in den Kapillaren, indem sie durch die dünnen, porösen Wände derselben hindurchtreten und sich in die umliegenden Gewebe ergiessen, um sie mit Ernährungsmaterial zu versehen, gleichwie eine Wiese von den sie durchziehenden Kanälen bewässert wird (Irrigationsstrom).

Da die einzelnen Gewebe von sehr verschiedener chemischer Zusammensetzung sind, wird auch ihr Bedarf an Ernährungsmaterial ein verschiedener sein und der Irrigationsstrom je nach dem betreffenden Gewebe andere Substanzen führen müssen.

Die Aufgabe dieses Kapitels sollte es nun sein, die chemische Zusammensetzung des Irrigiationsstromes in den verschiedenen Geweben zu ermitteln, eine Aufgabe, welche vor der Hand unlösbar ist. Man begnügt sich deshalb damit, die weiteren Schicksale zu verfolgen, welche die Bestandtheile des Irrigationsstromes erfahren. In die Gewebe gelangt, werden sie dort als Bau- und Nährmaterial verwendet. Dafür giebt das Gewebe die für seine Zwecke unbrauchbar gewordenen Theile wieder ab, welche mit den Resten des Irrigationsstromes von den Lymphgefässen aufgenommen und auf Umwegen dem Blute wieder zugeführt werden (Lymphe s. unten). Ein anderer Theil kehrt, nachdem er ebenfalls in den Geweben Veränderungen erfahren hat, direkt in das Blut zurück, um durch die Venen aus den Organen fortgeführt zu werden (Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn s. unten). In gewissen Theilen des Körpers aber geht der Irrigationsstrom in bestimmte Organe, sogenannte

[1] Vgl. R. Heidenhain: Artikel „Absonderungsvorgänge“ in Hermann's Handbuch der Physiologie. Bd. V. I. Abthlg.

Absonderungsorgane über, in denen seine Bestandtheile zu Flüssigkeiten umgewandelt werden, die entweder qualitativ oder quantitativ oder nach beiden Seiten hin verändert und durch die Ausführungsgänge dieser Organe an die Oberfläche von Körperhöhlen oder an die freie Oberfläche des Körpers befördert werden.

Diese Flüssigkeiten nennt man die „Sekrete“ und „Exkrete“, deren Betrachtung dieses Kapitel gewidmet sein soll.

Die Absonderungsorgane sind Drüsen, deren wesentliche Elemente die Drüsenzellen sind, welche bei der Bildung jener Flüssigkeit entweder selbst zerfallen und zu Bestandtheilen derselben werden; oder es ist das nicht der Fall, sondern sie persistiren und schwitzen aus sich jene Flüssigkeit aus, die sie aus den Blutbestandtheilen gebildet haben. Die Thätigkeit in den Drüsenzellen kann unter dem direkten Einfluss von Nerven vor sich gehen innerhalb gewisser Grenzen unabhängig von dem Blutstrom, oder ohne diesen direkten Nerveneinfluss wesentlich nur abhängig von dem Blutdruck und der Blutmenge, welche durch die Drüse fliesst und die durch die Gefässnerven modifizirt werden kann.

Die Kräfte, welche die Blutbestandtheile durch die Gefässwände treiben, sind: 1) Druckunterschiede zwischen dem Blut und den Parenchymflüssigkeiten (Filtration), und 2) Affinitätsunterschiede zwischen den Bestandtheilen des Blutes einerseits und denen der Parenchymflüssigkeit andrerseits (Hydrodiffusion).

Filtration. Unter Filtration versteht man den Durchtritt von Flüssigkeiten durch poröse Membranen unter einem Druck. Man nennt die durch die Membran hindurchgetretene Flüssigkeit das Filtrat. Der einfachste Fall von Filtration ist der, dass der Druck durch die Schwere der zu filtrirenden Flüssigkeit selbst erzeugt wird. Bringt man auf ein Filter von Fliesspapier eine Salzlösung, so tritt die Lösung durch das Filter nach und nach hindurch; die Filtrationsgeschwindigkeit (gemessen durch die Menge des in der Zeiteinheit erhaltenen Filtrates) nimmt aber zu, weil die Poren des Filters durch den Druck allmälig erweitert werden. Umgekehrt nimmt die Menge des Filtrates ab, wenn man Flüssigkeiten filtrirt, welche wie Gummi, Eiweiss u. s. w. die Poren verstopfen. Im Allgemeinen ist die Filtrationsgeschwindigkeit abhängig von der Beschaffenheit des Filters und der Natur der Flüssigkeit. Diese beiden gleich gesetzt wächst die Menge des Filtrates mit steigendem Drucke und höherer Temperatur, nimmt ab mit der Konzentration der Flüssigkeit und ist abhängig von der Richtung, in welcher es durch die Membran hindurchtritt. Benutzt man z. B. als Filter eine Schleimhaut, so geht von der Schleimhautfläche mehr durch als von der anderen Seite her. Was die chemische Zusammensetzung des Filtrates gegen die ursprüngliche Flüssigkeit betrifft, so gehen die ächten Lösungen (Lösungen von Krystalloidsubstanzen) unverändert durch, während bei unächten Lösungen (Lösungen von Kolloidsubstanzen), wie bei Eiweiss u. s. w., der Prozentgehalt des Filtrates an festen Bestandtheilen ärmer wird (Valentin). Mit zunehmendem Drucke und mit der Konzentration der Mutterflüssigkeit nimmt diese Differenz zu.

Bei den Filtrationen, welche innerhalb des Körpers vorgehen, können zwei Fälle eintreten: 1) der Filtrationsstrom aus dem Blut in die Gewebe, deren Flüssigkeit stets unter geringerem Drucke steht als die Blutflüssigkeit, wächst mit steigendem Blutdruck; 2) wird der Filtrationsstrom aber auch zunehmen, wenn der Druck der Parenchymflüssigkeit (z. B. durch Entleeren derselben) verringert worden ist.

Hydrodiffusion (Endosmose). Man versteht unter Hydrodiffusion den gegenseitigen Austausch der Flüssigkeitstheilchen zweier heterogener, mit einander sich mischender Flüssigkeiten, die keine chemische Verbindung mit einander eingehen. Die beiden Flüssigkeiten können mit einander frei kommuniziren oder durch eine poröse Scheidewand getrennt sein, in welch' letzterem Falle man den Vorgang als Membrandiffusion bezeichnet, die allein hier in Betracht kommt.

Werden zwei Gefässe, wovon das eine mit einer konzentrirten Salzlösung, das andere mit destillirtem Wasser gefüllt ist, so mit einander verbunden, dass sie, ohne jeden auf ihren Inhalt ausgeübten Druck, nur durch eine poröse Membran (Thierblase) von einander getrennt sind, so beginnt zwischen den beiden Flüssigkeiten ein Austausch ihrer Theilchen, der so lange anhält, bis die Konzentration der Flüssigkeit auf beiden Seiten vollkommen gleich ist (Dutrochet). Endosmotisches Aequivalent nennt man die Zahl, welche das Verhältniss angiebt, in dem eine Gewichtsmenge Wasser für die Gewichtseinheit des Salzes ausgetauscht wird; ist die Gewichtsmenge Wasser = w und die Gewichtseinheit des Salzes = s, so ist $\frac{w}{s}$ = dem endosmotischen Aequivalent (Jolly). Die Diffusionsgeschwindigkeit wird durch die Menge von Salz resp. Wasser gemessen, welche in der Zeiteinheit durch die Querschnittseinheit der Membran gehen kann.

Das endosmotische Aequivalent ist für verschiedene Substanzen sehr verschieden. Benutzt man auf der einen Seite gesättigte Lösungen, auf der andern Seite reines Wasser und als Membran Rinderpericardium, so erhält man folgende Werthe:

	$\frac{w}{s}$
für Jodkalium	1·093
„ schwefels. Natron (krystallisirt)	1·863
„ Chlornatrium	2·293
„ Zucker	10·046
„ schwefelsaure Magnesia	12·467
„ schwefels. Natron	16·292

(Letztere beiden sind sog. salinische Abführmittel.)

Diffusion des Eiweisses und der Peptone. Eiweisslösung diffundirt gegen reines Wasser fast gar nicht, besser gegen salzhaltiges Wasser. Das endosmotische Aequivalent

von Eiweiss ist 100,
von Pepton ist . . . . . 9·5;

ein Verhältniss von grosser Bedeutung für das Verständniss der Thatsache, dass im Darme die Eiweisse in Peptone umgewandelt werden.

Diffusion gegen Lösungsgemenge. Besonderes Interesse beansprucht der Fall, wenn ein Gemenge von Salzlösungen gegen Wasser diffundirt (Cloëtta). Das endosmotische Aequivalent jedes der Salze ist, wenn sie im Gemenge diffundiren, gerade so gross, als wenn jedes einzeln durch dieselbe Membran diffundirt

wäre. Was die Diffusionsgeschwindigkeit unter denselben Bedingungen betrifft, so war bei einem Gemenge von Kochsalz und Glaubersalz, von denen bei gesonderter Diffusion der Kochsalzstrom etwa doppelt so schnell diffundirt, als der Glaubersalzstrom, die Geschwindigkeit des Kochsalzstromes unverändert geblieben, während die des Glaubersalzstromes verringert war; unter diesen Umständen muss sich das schneller diffundirende Salz aus dem Gefässe entfernen, während das andere zurückbleibt.

GRAHAM's Membranen. In den thierischen Membranen findet eigentlich eine doppelte Diffusion statt und zwar die eine, die man als die interstitielle bezeichnet, durch die Interstitien der Gewebselemente hindurch, die andere, die molekulare, zwischen den Molekülen durch die Poren des Gewebes selbst hindurch. Um die interstitielle Diffusion auszuschliessen, stellte GRAHAM[1] sogenannte homogene Membranen dar, indem er Papier mit Schwefelsäure behandelte, dann mit Eiweisslösung durchtränkte und diese in siedendem Wasser gerinnen machte. Versuche, die er mit solchen Membranen anstellte, zeigten, dass eine Reihe von Substanzen mehr oder weniger leicht durch seine Membran diffundirte, während eine andere Reihe gar nicht oder nur sehr schwer durch die Membran hindurchtrat; die ersteren waren krystallisationsfähig, die letzteren nicht, sondern in Lösung gewöhnlich schleimig. Er nannte deshalb die erste Gruppe die Krystalloid-, die letztere die Kolloidsubstanzen.

Dieses Verhältniss ist indess nur ein spezieller Fall des allgemeinen Gesetzes, das M. TRAUBE[2] gefunden hat mit Hülfe von Membranen, die er künstlich darstellte: lässt man nämlich einen Tropfen einer Lösung sehr vorsichtig in eine andere Lösung fallen, die mit der ersten einen Niederschlag bildet, wie z. B. Leim in Gerbsäure, oder essigsaures Kupfer in Blutlaugensalz, so bildet sich um den Tropfen ein feines Häutchen, eine Niederschlagsmembran, die vorläufig jede weitere Einwirkung der beiden Lösungen auf einander hindert. Bald aber gewinnt die Blase an Umfang, indem sie offenbar Wasser in sich aufnimmt; haben sich dadurch die Poren erweitert, so dass die beiden Flüssigkeiten auf einander wirken können, so bildet sich in den Poren neuerdings ein Niederschlag, der sie verengt. Daher ist ihre Lichtung immer geringer, als die Grösse der Moleküle in den beiden Flüssigkeiten es ist. Es können deshalb die membranogenen Flüssigkeiten so wenig durch diese Membran diffundiren, wie nach weiteren Beobachtungen die Lösungen von höherem Atomgewicht; es diffundiren immer nur solche Flüssigkeiten, deren Atomgewicht geringer ist, als die einer der membranogenen Flüssigkeiten selbst.

Durch die Hydrodiffusion können offenbar Blutbestandtheile in die Gewebe gelangen, da die Zusammensetzung der Blut- und Gewebsflüssigkeit eine differente ist. Die Folge dieser Differenz wird ein doppelter Diffusionsstrom sein, der einerseits Flüssigkeiten aus dem Blut in die Gewebe und andererseits Bestandtheile der Gewebsflüssigkeit in die Blutgefässe zurückführen muss, sodass jede Abgabe von Flüssigkeit aus dem Gefässrohr von einer Aufnahme begleitet ist. Diese Ströme werden fortwährend vorhanden sein, weil durch den Stoffwechsel die Differenz der

[1] Annalen d. Chemie u. Pharmacie. Bd. 121.
[2] REICHERT's und DU BOIS-REYMOND's Archiv 1867.

beiden Flüssigkeiten stetig unterhalten wird. Da das Blut ein Gemenge verschiedener Lösungen darstellt, deren Diffusionsgeschwindigkeit verschieden gross ist und da die Gewebsflüssigkeiten verschiedene Zusammensetzung haben, so wird der Diffusionsstrom in die Gewebe stets eine andere Zusammensetzung haben müssen, als sie das Blut hat, und die einzelnen Diffusionsströme in die verschiedenen Gewebe werden ebenfalls ungleich zusammengesetzt sein. Endlich könnte es noch möglich sein, dass die Kapillarwände in einzelnen Organen verschiedene Beschaffenheit besitzen, die ihrerseits einen gewissen Einfluss auf die Zusammensetzung des Diffusionsstromes ausüben würde. So giebt es der Faktoren sehr viele, die, bei ihrem Einfluss auf die Diffusion, Absonderungen sehr verschiedener Qualität und Quantität erzeugen können.

§ 1. **Die Sekrete.**

Die Sekrete sind Drüsenflüssigkeiten, welche Stoffe führen, die im Blute und der Lymphe nicht enthalten sind und welche durch chemische Prozesse in den Drüsenzellen gebildet werden. Sie haben die Aufgabe, im Organismus irgend einen Dienst zu verrichten und sind bestimmt, ganz oder theilweise wieder ins Blut zurückzukehren. Zu den Sekreten gehören: 1) die Verdauungssäfte, 2) die Milch, 3) die Thränenflüssigkeit, 4) der Schleim, 5) der Hauttalg, 6) die Samenflüssigkeit.

1. Die Verdauungssäfte.[1]

Die Verdauungssäfte sind Sekrete, welche in den Verdauungsdrüsen gebildet und durch ihre Ausführungsgänge nach dem Darmrohr geleitet werden, um in das Verdauungsgeschäft in mehr oder weniger energischer Weise einzugreifen. Sie werden in verhältnissmässig grossen Mengen in das Darmrohr ergossen und zum grossen Theil nach vollendeter Thätigkeit wieder in's Blut resorbirt, durchlaufen also gleichsam einen „intermedären Kreislauf". Werden sie durch irgend eine Störung nicht an den Ort ihrer Bestimmung, sondern an die freie Körperoberfläche abgeführt (Fistel), so erleidet der Organismus einen doppelten Verlust einmal dadurch, dass ihre Verrichtung bei der Verdauung fortfällt, also brauchbare Nährstoffe nicht für die Resorption in's Blut vorbereitet werden können, zweitens, indem der Organismus eine erhebliche Menge von flüssigem Material, das sonst dem Blute zugeführt wird, einbüssen muss.

[1] Vgl. BIDDER und SCHMIDT. Die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel. Leipzig und Mitau 1852.

a) Der Speichel.

In die Mundhöhle ergiessen sich die Sekrete dreier grösserer Drüsen, der sogenannten Speicheldrüsen, und zahlreicher kleiner in der Mundschleimhaut gelegener Drüschen. Der Gesammtspeichel, der sich aus allen diesen Einzelsekreten zusammensetzt, ist eine farblose, schwach getrübte, geruch- und geschmacklose Flüssigkeit von fadenziehender Beschaffenheit, die stets alkalisch, reagirt, ein spezifisches Gewicht von 1004 bis 1008 hat und stehen gelassen einen Bodensatz von abgestossenen Pflasterepithelien der Mundschleimhaut, sowie kohlensauren Salzen giebt, von denen ein Theil in der Flüssigkeit suspendirt bleibt und die Ursache jener Trübung ist. An morphotischen Elementen finden sich ferner im Speichel die sogenannten Speichelkörperchen, welche mit den weissen Blutzellen die grösste Aehnlichkeit haben und ebenso amöboider Bewegung fähig sind.

Der Speichel enthält in seiner wässerigen Flüssigkeit im Mittel 0·75$^0/_0$ an festen Substanzen aufgelöst. Die organischen Substanzen des Speichels sind: 1) Ptyalin, das Ferment, welches Stärke in Zucker umzuwandeln vermag (Leuchs); 2) reichliche Mengen von Mucin, dem der Speichel seine Klebrigkeit verdankt; 3) Spuren von Albumin, das durch konzentrirte Salpetersäure oder Kochen gefällt wird; und 4) Globulin, durch den Kohlensäurestrom ausfällbar. An anorganischen Bestandtheilen enthält der Speichel: Chlornatrium, Chlorkalium, kohlensauren und phosphorsauren Kalk und phosphorsaure Magnesia, auffallender Weise auch Rhodan-Kalium, das im Blute präformirt nicht vorkommt und dadurch leicht kenntlich ist, dass es mit Eisenoxydsalzen blutrothe Lösungen bildet. Sehr reich ist der Speichel an Gasen und zwar vorzüglich an Kohlensäure. Pflüger konnte aus dem Submaxillarspeichel im Ganzen 64·7$^0/_0$ Kohlensäure gewinnen; an Sauerstoff 0·6, an Stickstoff 0·8$^0/_0$.

Der Speichel der einzelnen Drüsen zeigt wesentliche Verschiedenheiten: Im Allgemeinen ist der Submaxillarspeichel (vom Sublingualspeichel gilt dasselbe) zähflüssig, der Parotidenspeichel leichtflüssig (der eine ist reich an Mucin, der andere frei davon). Beim Hunde ist der cerebrale Speichel der Submaxillaris (man unterscheidet an jeder Drüse je nach dem Sekretionsnerven, dessen Reizung den Speichel geliefert hat, den cerebralen und den sympathischen Speichel) frei von Ptyalin, der sympathische enthält nur wenig Ptyalin; der erstere ist fadenziehend und von wasserhellem Aussehen, der letztere stellt eine viel zähere, klumpige, weissliche Masse dar; der cerebrale Speichel ist frei von morphotischen Bestandtheilen, der sympathische führt gallertige Ballen, wahrscheinlich schleimig metamorphosirte Acinuszellen, ferner Speichelkörperchen und Niederschläge von kohlensaurem Kalk. Entsprechend diesen Unterschieden enthält der cerebrale Speichel 1—2$^0/_0$, der sympathische 6$^0/_0$ an Trockensubstanz. Der Parotisspeichel ist frei von Ptyalin, enthält aber das Rhodankalium.

Der cerebrale und sympathische Parotidenspeichel (Kaninchen) zeigt dem blossen Auge keine Unterschiede, doch giebt der erstere nur 1—2%, der andere 3·7—8·3% trocknen Rückstand und zwar betrifft die Vermehrung ausschliesslich die Eiweisskörper. Das Sekret enthält Ptyalin.

Histologie der Speicheldrüsen. Die Speicheldrüsen sind nach dem Typus der sogenannten acinösen Drüsen gebaut: der Hauptausführungsgang verästelt sich wiederholt dichotomisch; seine feinsten Aeste bilden Ausbuchtungen, deren zu einem Aste gehörige Summe bilden Läppchen, die selbst durch Bindegewebe von einander geschieden sind. Jeder Acinus ist begrenzt von der Membrana propria, die sich aus anastomosirenden Bindegewebszellen zusammensetzen, deren Maschen durch eine strukturlose Membran ausgefüllt sind. Die eigentlich sezernirenden Elemente liegen im Acinus selbst. In der Submaxillaris des Hundes sieht man nach HEIDENHAIN: 1) grosse, helle und nicht granulirte Zellen mit platten, der Wand anliegenden Kernen; daneben sieht man an bestimmten Stellen der Wand des Acinus anliegen halbmondförmige Gebilde, GIANUZZI's „Halbmonde", die nach HEIDENHAIN aus granulirten Zellen mit rundlichen Kernen bestehen; HEIDENHAIN unterscheidet daher Central- und Randzellen. Die ersteren erwiesen sich als mucinhaltig und färben sich in Karmin vollständig roth; die letzteren sind eiweisshaltig, in Karmin färben sich nur ihre Kerne. In den Acinis der Speicheldrüsen, deren Sekret frei von Schleim ist, wie die des Kaninchens und die Parotis des Hundes, finden sich nur Randzellen; aber auch in der Unterkieferdrüse des Hundes finden sich vielfach Acini, die nur Randzellen enthalten. Diese Bilder wechseln mit dem jeweiligen physiologischen Zustand der Drüse. Die Angabe, dass die Drüsennerven in den Zellen selbst enden (PFLÜGER), ist bisher nicht bestätigt worden.

Gewinnung des Speichels. Den Gesammtspeichel erhält man durch direktes Auffangen desselben aus der Mundhöhle. Den Speichel der einzelnen Speicheldrüsen dadurch, dass man Speichelfisteln anlegt, wofür man den Ausführungsgang der Drüse an einem beliebigen Punkte eröffnet, eine passende Kanüle in denselben einführt und den entsprechenden Sekretionsnerven reizt.

Die Mengen von Speichel, welche in 24 Stunden sezernirt werden, sind sehr variabel, nach BIDDER und SCHMIDT sind es vielleicht 1000 bis 2000, nach FRERICHS 300 bis 400 Gramm im Tage. Im nüchternen Zustande ist die Speichelabsonderung nur gering, ohne aber ganz aufzuhören. Reflektorisch wird sie angeregt durch Reizung der Mundschleimhaut vermittelst saurer und scharf gewürzter Speisen, besonders führt das Kauen von festen Substanzen zu reichlicher Speichelabsonderung. Selbst willkürliche Kaubewegungen reichen hin, um Speichelsekretion hervorzurufen. Der Reiz wird von den Geschmacksnerven der Mundhöhle, den Nn. glossopharyngeus und trigeminus aufgenommen, zu dem in der Med. oblongata gelegenen Centrum geleitet und direkt auf die Sekretionsnerven (N. facialis) übertragen.

Folgende Einflüsse verursachen ebenfalls Speichelsekretion: 1) die Reizung der Magenschleimhaut durch die eingeführten Speisen, worauf wohl der Speichelfluss zurückzuführen ist, der dem Erbrechen vorausgeht; 2) die Reizung sensibler Nerven, wie die des centralen Ischiadicusstumpfes (OWSJANNIKOW u. TSCHIRJEW, GRÜTZNER); 3) die blosse Vorstellung von Geschmackseindrücken.

Eine Reihe von Giften, wie Calabar, Curare, Physostigmin, Pilocarpin bewirken eine lebhafte Speichelabsonderung, Atropin hebt sie auf.

Von besonderer Bedeutung ist die Thatsache, dass alle drei Speicheldrüsen durch direkte Erregung von Nerven zur Sekretion angeregt werden können, und zwar die Submaxillar- und Sublingualdrüse durch Reizung des N. lingualis, eines Zweiges aus dem dritten Trigeminusast (LUDWIG); die Parotis durch Reizung des N. auriculo-temporalis (CL. BERNARD, NAWROCKI).

Mechanik der Speichelsekretion. Die lange bekannten reflektorischen Beziehungen zur Speichelsekretion hatten schon auf Nerveneinflüsse hingewiesen, von denen die Speichelsekretion beeinflusst würde. Aber erst LUDWIG[1] ist es gelungen nachzuweisen, dass die elektrische Reizung des R. lingualis Trigemini die Sekretion in der Submaxillardrüse ausserordentlich beschleunigt und das Sekret in einem Manometer bis zu einem Druck von ca. 200 Mm. Hg. steigen macht, während der Blutdruck in der Carotis um dieselbe Zeit nur ca. 112 Mm. Hg. beträgt. Den gleichen Einfluss zeigte die Reizung des N. sympathicus am Halse (LUDWIG), nur ist das Sekret spärlicher, zäher und reicher an Schleim (ECKHARD).

CL. BERNARD[2] entdeckte weiterhin, dass auf Reizung der Chorda (der eigentliche Drüsennerv ist nämlich die aus dem N. facialis stammende Chorda tympani; ihr Verlauf s. weiter unten) die Arterien der Drüse sich erweitern und der Blutstrom durch die Drüse in hohem Maasse beschleunigt wird, dagegen bei Reizung des Sympathicus die Gefässe sich verengen und der Blutstrom verlangsamt wird. Trotz dieser ausgesprochenen Einwirkung der Sekretionsnerven auf den Blutstrom in der sezernirenden Drüse, ist die Sekretion des Speichels ein Vorgang, durch den die Bestandtheile des Sekretes unter direktem Nerveneinfluss gebildet werden und innerhalb der natürlichen Grenzen unabhängig vom Blutstrome. Denn 1) dauert die Speichelsekretion auf Reizung des Sekretionsnerven noch fort auch nach Aufhebung der Cirkulation; 2) hört die Sekretion nach Vergiftung des Sekretionsnerven (Atropin) trotz normaler Blutcirkulation auf; 3) nehmen auch die festen Bestandtheile des Sekretes bei zunehmender Stärke der Reizung zu (HEIDENHAIN); 4) findet man eine Temperatursteigerung im venösen Blute und dem Speichel um 1·5° C. gegen das in die Drüse einfliessende arterielle Blut, was auf lebhafte chemische Prozesse in der Drüse schliessen lässt (LUDWIG); und 5) treten anatomische Veränderungen der Drüsenzellen selbst auf (HEIDENHAIN).

Während nämlich die ungereizte Drüse in ihrem Acinus Rand- und

---

[1] LUDWIG. Zeitschrift f. rat. Med. Bd. I. 1851.

[2] CL. BERNARD. Leçons sur la physiologie du syst. nerv. Paris 1858. Bd. I.

Centralzellen unterscheiden lässt (von denen die ersteren eiweissreich, die letzteren schleimhaltig sind), hat die thätig gewesene Drüse nur Zellen von der Natur der früheren Randzellen aufzuweisen. Bei der Thätigkeit der Drüsen gehen die Centralzellen durch Zerfall zu Grunde und an ihre Stelle treten die Randzellen, die sich ihrerseits im Ruhestadium in Central- oder Schleimzellen umbilden. HEIDENHAIN nimmt an, dass zu den Drüsenzellen zweierlei Nervenfasern verlaufen, von denen die einen, die trophischen Fasern, die Bildung und Absonderung der organischen Sekretbestandtheile veranlassen, während die anderen, die sekretorischen Fasern, die eigentliche Flüssigkeitsabsonderung hervorrufen.

Die Verschiedenheit des Chorda- und Sympathicusspeichels ist so zu erklären, dass in der Chorda von den in beiden Nervenstämmen vorhandenen Nervenfasern mehr sekretorische, im Sympathicus mehr trophische Fasern vorhanden sind.

Diese Ansicht erklärt auch sehr einfach die Thatsache, dass nach längerer Reizung des einen der beiden Drüsennerven die Reizung des anderen erfolglos bleibt; sie weist zugleich darauf hin, dass beide Nerven auf dieselben Drüsenbestandtheile wirken.

Diese Hypothese HEIDENHAIN's findet eine wesentliche Stütze in folgenden Beobachtungen: Beim Kaninchen wirken auf die Parotis sowohl der cerebrale, wie der sympathische Absonderungsnerv; letztere Reizung giebt ein konzentrirteres Sekret. Auf die Parotis des Hundes wirkt der sympathische Nerv allein niemals, wohl aber in Gemeinschaft mit dem cerebralen Nerven, indem er das Sekret konzentrirt. Nun findet man mikroskopische Veränderungen der Drüsenzellen in der Parotis des Kaninchens nur bei sympathischer Reizung, aber man findet solche Veränderungen auch in der Parotis des Hundes, obgleich der sympathische Nerv unwirksam ist. Es scheinen hier eben nur trophische Nervenfasern vorhanden zu sein, unter deren Einfluss wohl die organischen Bestandtheile des Sekretes gebildet, aber nicht fortgeschafft werden, weil eine Wasserabsonderung nicht stattfindet.

Die Nerven der Speicheldrüsen. Die cerebralen Fasern für die Glandula submaxillaris und sublingualis sind die Chorda tympani, welche im FALOPPI'schen Kanale sich vom Facialis abzweigt, durch die Paukenhöhle zieht und durch die Fissura Glaseri den Schädel verlässt, um sich in den R. lingualis Trigemini einzusenken. Davon geht weiterhin ein Theil der Fasern zum Ganglion submaxillare und von hier an die Drüse. Die sympathischen Fasern gelangen oberhalb des ersten Halsganglions mit den Blutgefässen in die Drüsen. Die cerebralen Fasern für die Parotis stammen aus dem N. glossopharyngeus, woher sie im N. Jacobsonii in die Paukenhöhle und durch den N. petrosus superficialis minor zum Ganglion oticum gelangen, von wo aus sie im N. auriculotemporalis die Drüse erreichen; die sympathischen Fasern stammen ebenfals aus dem Halssympathicus.

CL. BERNARD sah nach Durchschneidung sämmtlicher Sekretionsnerven 24 Stunden lang die Sekretion stocken, danach aber die Drüsen wochenlang sezerniren, eine Erscheinung, die man „paralytische Sekretion“ nennt. Nach HEIDENHAIN tritt in dem stockenden Sekret eine Zersetzung ein, deren Produkte auf die Nervenendigungen wirken und jene Sekretion hervorrufen.

Nach einer anderen Ansicht sollen die Schleimzellen bei der Schleimbildung persistiren (Pflüger, Ewald).

b) Der Magensaft.

Der Magensaft wird von einer grossen Anzahl in der Magenwand gelegener tubulöser Drüsen, den Magendrüsen, abgesondert. Derselbe stellt beim Menschen und den Karnivoren eine blassgraue oder schwach gelbliche, bei den Herbivoren eine grünliche Flüssigkeit von stark saurer Reaktion dar. Morphotische Elemente führt der Magensaft nur sehr spärlich: Reste von Speisen und Cylinderepithelzellen der Magenoberfläche, niemals aber die sogenannten Labzellen. Sein Gehalt an festen Bestandtheilen ist sehr verschieden, nach Frerichs $1-1\cdot5\,\%$ mit einem spezifischen Gewicht von 1005. Die physiologisch wichtigsten Bestandtheile des Magensaftes sind:

1) Das Pepsin, ein Ferment, das zu etwa $0\cdot3\,\%$ im Magensafte enthalten ist und unter dessen Einflusse Eiweisse in Peptone umgewandelt werden (Schwann, Wassmann);

2) Salzsäure, welcher der Magensaft seine saure Reaktion verdankt und welche bei den Fleischfressern zu $0\cdot3-4\,\%$, beim Menschen nur zu $0\cdot1\,\%$ im Magensafte vorhanden ist. An organischen Substanzen enthält der Magensaft noch Spuren von Peptonen; von anorganischen Chlornatrium, Clorkalium, Chlorammonium, phosphorsauren Kalk-, Magnesia- Eisenoxyd.

Histologie der Magendrüsen. Die gesammte Oberfläche der Magenschleimhaut, in welcher die Magendrüsen pallisadenartig neben einander stehen, ist mit einem Cylinderepithel bekleidet, das sich niemals bis auf den Grund der Magendrüsen fortsetzt, sondern nur in ihren Ausführungsgang hineinreicht. An den Drüsen, welche von birnförmiger Gestalt sind, unterscheidet man den Eingang, den Hals und den Körper. Im Fundus des Magens haben die Drüsen selbst zwei Arten von Zellen: die eine Art bildet runde oder ovale Zellkörper mit rundem Kern, welche ziemlich stark granulirt sind und sich in Karmin oder Anilin vollständig färben; sie befinden sich stets an der Wand, ohne das Lumen der Drüse zu erreichen, weshalb sie nach Heidenhain Belegzellen genannt werden (sie entsprechen den früher sogenannten Labzellen). Die andere Art ist von cylindrischer Gestalt, liegt durch die ganze Drüse hindurch in dem Innern derselben und färbt sich nicht; sie werden Hauptzellen genannt. Die Drüsen des Pylorus enthalten nur Hauptzellen. Man nennt deshalb die Fundusdrüsen zusammengesetzte, die des Pylorus einfache Magendrüsen.

(In der alten Nomenklatur entsprechen die ersteren den Lab-, die letzteren den Schleimdrüsen. Die hier adoptirte Nomenklatur ist schon deshalb vorzuziehen, weil sie über die möglicherweise zweifelhafte physiologische Funktion nichts präjudizirt, also keine falsche Vorstellung erweckt).

Neben dem Pepsin sind in der Magenschleimhaut noch folgende Fermente aufgefunden worden: 1) das Labferment, durch welches das Kasëin gefällt wird (Käsebereitung); man erhält es durch einfaches Neutralisiren des sauren Magen-

saftes (HAMMERSTEN); 2) das Milchsäureferment, welches Milchzucker in Milchsäure umsetzt; es kommt in einem neutralen Mageninfus zur Wirksamkeit, in welchem das Labferment durch Natronlauge zerstört ist. Doch scheint dieses Ferment nur im kranken Magen thätig werden zu können; 3) findet sich, zunächst beim Hunde, ein fettspaltendes Ferment (TH. CASH).

Methode der Gewinnung des Magensaftes. RÉAUMUR (1752) gewann den Magensaft, indem er Hunde an Fäden befestigte Schwämme verschlucken liess und sie wieder herauszog. Die Entstehung einer Magenfistel durch Verwundung, die BEAUMONT bei einem kanadischen Jäger beobachtete, gab die Veranlassung, dieselben auch künstlich bei Thieren anzulegen: man eröffnet die Bauchhöhle, ebenso den Magen, legt in die Magenwunde eine Kanüle ein, zieht die Kanüle sammt dem Magen in die Bauchwunde und näht die Ränder der Magenwunde in der Bauchwunde fest (BLONDLOT). Den Magensaft erhält man durch mechanische Reizung der Schleimhaut mit einer Federfahne oder chemisch durch Aetherdämpfe.

Die Menge des täglich sezernirten Magensaftes ist ausserordentlich verschieden und hängt wesentlich von der Menge und Beschaffenheit der eingeführten Speisen ab.

Bedingungen der Sekretion. Der Magensaft wird nicht kontinuirlich sezernirt, sondern nur dann, wenn die Magenschleimhaut mechanisch oder chemisch gereizt wird. Daher ist die Magenschleimhaut im nüchternen Zustande frei von Magensaft, doch bleibt auch in diesem Falle ihre Reaktion schwach sauer, so dass also eine geringe Quantität von Säure sezernirt werden muss. Künstlich angebrachte mechanische Reize (von der Fistelöffnung aus), wie Steinchen, Fischbeinstäbchen u. s. w., rufen nur eine geringe Sekretion hervor: die Schleimhaut röthet sich, es quellen helle Tropfen hervor, die bald zusammenfliessen. Viel reichlicher wirken chemische Reize, wie Alkohol, Aether, scharfe Gewürze, Alkalien in verdünnten Lösungen; am wirksamsten ist die Einführung von Speisen, namentlich wenn sie leicht verdaulich sind: es erfolgt eine stundenlange Sekretion, während die Sekretion nach Aufnahme von schwer verdaulicher Kost wesentlich geringer ist. Es scheint demnach, dass die Absonderung einmal durch lokale Reize, vielmehr aber noch durch die resorbirten Verdauungsprodukte angeregt wird (HEIDENHAIN).

Einfluss des Nervensystems. Alle die Bedingungen, unter denen die Magensekretion auftritt, rufen sie nur reflektorisch hervor, ein direkter Nerveneinfluss, wie bei den Speicheldrüsen, ist hier unbekannt. Wenn die Reizung des peripheren Vagusstumpfes einen Erfolg hatte, so waren es Flüssigkeitsmengen, die durch antiperistaltische Bewegungen des Dünndarmes in Folge der starken Reizung aus demselben in den Magen zurückgeführt worden waren. Reizung des N. splanchnicus giebt wohl Erblassen der Magenschleimhaut, weil er Gefässnerv des Magens ist, aber die Sekretion bleibt unverändert, ebenso wirkungslos ist die Exstirpation des Ganglion coeliacum (M. SCHIFF). Dass ein Nerveneinfluss aber vor-

handen sein muss, geht aus der Möglichkeit einer reflektorischen Erregung der Sekretion deutlich hervor.

Mechanik der Sekretion. Die oben gegebene Beschreibung der Drüsenzellen bezieht sich auf Drüsen im Hungerzustande, deren Zellen also unthätig sind. Nach systematischen Fütterungsversuchen, durch welche die Thiere zu lebhafter Magensekretion angeregt waren, sah HEIDENHAIN folgende Veränderungen in den Drüsenzellen: in der ersten Periode der Verdauung 5—6 Stunden nach eingenommener Mahlzeit nehmen die Drüsen an Umfang zu, eine Zunahme, die wesentlich auf Rechnung der Hauptzellen zu setzen ist. Während diese vorher hell und klein waren, erscheinen sie jetzt stark granulirt und vergrössert; die Granulirungen, die offenbar von aufgenommenen Eiweisskörpern herrühren, lassen sich in Anilin färben, sodass die Zellen jetzt einen bläulichen Ton erhalten. In der zweiten Periode gegen Ende des Verdauungsaktes sinken die Schläuche wieder zusammen, weil die Hauptzellen kleiner werden, doch wächst der relative Reichthum an Körnern noch, was aus der tieferen Färbung hervorgeht; nach beendeter Verdauung gehen die Zellen auf ihren Zustand im Hunger wieder zurück. Die Belegzellen scheinen keine nachweisbaren Veränderungen in dieser Zeit durchzumachen. Diese morphologischen Veränderungen werden dahin gedeutet, dass in der ersten Periode, wo die Sekretion begonnen hat, zur Neubildung des Sekretes von den Drüsenzellen mehr Substanzen aus dem Blut aufgenommen werden, als in das Sekret übergehen, daher Schwellung der Zellen; in der zweiten Periode wird der aufgespeicherte Vorrath abgegeben und weniger aufgenommen, daher Verkleinerung der Zellen, in der dritten Periode verwandelt sich der Rest des aufgenommenen Eiweisses in Pepsin, womit sich der Normalzustand wieder herstellt.

Nach HEIDENHAIN wird also das Sekret resp. dessen wesentlichster Bestandtheil, das Pepsin, in den Hauptzellen selbst gebildet, aber durchaus nicht, wie man gewollt hat, durch Zerfall der ehemals sog. Labzellen. Diese Annahme wird durch folgenden Versuch gestützt. Wenn man Stückchen der Magenschleimhaut mit verdünnter Salzsäure bei 37—40° C. behandelt, so zerfallen die Hauptzellen durch Selbstverdauung sehr rasch, während die Belegzellen nur aufquellen und durchsichtiger werden (HEIDENHAIN, EBSTEIN u. GRÜTZNER).

Andere Autoren verlegen den Ort der Pepsinbereitung in die Belegzellen (FRIEDINGER, v. WITTICH).

Die Bildung der Säure aus dem alkalischen Blute ist höchst auffallend. BRÜCKE präparirte bei Kaninchen von aussen her die Muskellage des Magens ab, nahm mit einer Scheere die unteren Hälften der Drüsenschläuche fort und fand sie stets neutral oder alkalisch. CL. BERNARD injizirte einem Thiere nach einander Kaliumeisencyanür und milchsaures Eisenoxyd, zwei Salze, welche die Eigenschaft haben, nur an sauren Stellen einen Niederschlag von Berlinerblau zu geben. Er fand dann stets nur die Oberfläche der Schleimhaut mit dem blauen Niederschlage bedeckt, niemals das Innere der Drüse. Aus diesen beiden Beobachtungen folgt, dass, wenn auch die Salzsäure in der Drüse selbst gebildet werden sollte, sie jedenfalls sehr schnell aus derselben nach der Oberfläche fortgeschafft wird. HEIDENHAIN vermuthet weiter, dass die Säurebildung in den Belegzellen stattfindet, sodass der Pylorustheil seine saure Reaktion nur mechanisch dorthin überführter Säure zu verdanken hat.

Eine interessante Theorie der Säurebildung hat MALY aufgestellt: Gewisse alkalische und neutrale Substanzen, die erfahrungsgemäss auch im Blute vorkommen, geben bei ihrer Wechselwirkung freie Salzsäure; es sind dies die Phos-

phate der Alkalien und Chloride von Natrium und Calcium. Wenn man z. B. Chlorcalcium und Dinatriumphosphat auf einander wirken lässt, so verläuft der Prozess nicht wie man wohl annahm nach der Gleichung:

$$CaCl_2 + Na_2HPO_4 = 2NaCl + CaHPO_4,$$

sondern nach der Gleichung:

$$3CaCl_2 + 2Na_2HPO_4 = Ca_3(PO_4)_2 + 4NaCl + 2HCl.$$

Die freie Salzsäure ist aus dem Gemisch durch Diffusion zu gewinnen. Die Magenschleimhaut soll nun wie ein Diffusionsapparat feinster Konstruktion wirken, durch welchen die von allen Substanzen am leichtesten diffusible Salzsäure aus dem Blute in das Magensekret diffundiren würde. Eine Stütze erhält diese Theorie durch die Beobachtung, dass zu einer Zeit, wo, wie bei der Verdauung, reichlich Salzsäure gebildet wird, andere Absonderungen des Körpers z. B. der Harn an Acidität verlieren (H. Quincke).

c) Die Galle.

Die Galle, das Sekret der Leber, ist im frischen Zustande eine klare, ziemlich dünnflüssige, bei Fleischfressern goldroth gefärbte, bei Pflanzenfressern grüne Flüssigkeit von intensiv bitterm Geschmack und eigenthümlichem moschusartigem Geruch. Sie reagirt neutral oder alkalisch, und hat beim Menschen ein spez. Gewicht von 1026—1032, das bei längerem Verweilen in der Gallenblase in Folge der Resorption von Wasser noch zunimmt. Morphotische Elemente enthält die Galle gar nicht, sie ist aber an festen Bestandttheilen sehr reich: beim Hunde und der Katze enthält sie davon 5%, Kaninchen 2%, Vögel 7%; in der Blase steigt der Gehalt beim Hunde auf 10—20%, beim Menschen beträgt er 9—17% (Bidder und Schmidt). An organischen Bestandtheilen enthält die Galle:

1) zwei gepaarte Gallensäuren, die Glykochol- und Taurocholsäure, beide an Alkalien gebunden;
2) das Bilirubin (ein Farbstoff) und zwei Derivate desselben, Biliverdin und Urobilin;
3) Cholestearin;
4) neutrale und verseifte Fette.

Anorganische Bestandtheile sind: Kochsalz, phosphorsaure und kohlensaure Alkalien und Erden — vorwiegend sind Natronverbindungen, geringe Mengen von phosphorsaurem Eisenoxyd. Die Gase der Galle sind Sauerstoff zu 0·2%, Kohlensäure 41·7%.

Die beiden Gallensäuren (vgl. S. 23), deren Alkalisalze aus der alkoholischen Lösung auf Aetherzusatz auskrystallisiren (Plattner's krystallisirte Galle), sind durch eine Farbenreaktion, die schon der Cholalsäure zukommt, die Pettenkofer'sche Reaktion, in Flüssigkeiten leicht nachweisbar; dieselben werden nämlich bei Zusatz von konzentrirter Schwefelsäure und ein wenig Rohrzuckerlösung purpurviolett. Da Eiweisskörper eine ganz ähnliche Reaktion geben, so verbesserte Neukomm die Petten-

KOFER'sche Reaktion in folgender Weise: Ein Porzellanschälchen wird mit der zu untersuchenden Flüssigkeit, darnach mit verdünnter Schwefelsäure und mit verdünnter Rohrzuckerlösung ausgespült und auf 35° C. erwärmt; bei Anwesenheit von Gallensäuren erhält man eine schöne purpurrothe Färbung.

Die Glykocholsäure ist in Wasser und Aether sehr wenig löslich, doch wird sie davon aus der alkoholischen Lösung gefällt, erst harzig, später krystallinisch werdend. In Alkalien ist sie leicht löslich unter Bildung von Alkalisalzen.

Die Taurocholsäure ist leicht löslich in Wasser und Alkohol, unlöslich in Aether und zerfällt durch Faulen sehr leicht in ihre Bestandtheile.

Die Glykocholsäure findet sich, neben Taurocholsäure, vornehmlich bei den Herbivoren, die Taurocholsäure wesentlich bei den Karnivoren und Omnivoren.

Das Bilirubin ist unlöslich in Wasser, löslich in Alkali, in Chloroform uud scheidet sich aus der Lösung beim Verdunsten des Chloroforms in rhombischen Tafeln und Prismen ab. Es geht mit Erden, z. B. dem Kalk, Verbindungen ein (Bilirubinkalk), welche die Hauptmasse der Gallensteine bilden. In der Galle des Menschen und der Karnivoren kommt nur Bilirubin vor, bei den Herbivoren auch Biliverdin. Schon an der Luft geht Bilirubin in Biliverdin über. Beide Farbstoffe geben die charakteristische GMELIN'sche Reaktion: Setzt man zu einer Lösung dieser Farbstoffe vorsichtig salpetrige Säure enthaltende Salpetersäure hinzu, so bilden sich durch Oxydation an der Grenze der beiden Flüssigkeiten von unten nach oben farbige Ringe in folgender Reihenfolge: gelb, roth, violett, grün.

Das Bilirubin geht bei weiterer Oxydation in Biliverdin, Biliprasin, Bilifuscin und Bilihumin über.

Das Cholestearin krystallisirt in rhombischen Tafeln, ist in Wasser unlöslich, in siedendem Alkohol und Aether leicht löslich; in der Galle ist es durch die gallensauren Salze gelöst. Mit Jod und Schwefelsäure behandelt, giebt es sehr lebhalte Farben, bläulich, röthlich, die je nach der Konzentration wechseln. Das Cholestearin ist häufig Bestandtheil der Gallensteine, welche oft ganz aus demselben bestehen.

Gallenfistel. Man gewinnt die Galle aus Gallenfisteln, die an der Gallenblase ebenso angelegt werden, wie die Magenfisteln am Magen.

Die Sekretion der Galle geht kontinuirlich vor sich und hört selbst bei längerer Nahrungsentziehung nicht ganz auf, wiewohl sie bedeutend geringer wird. Die Mengen der abgesonderten Galle sind sehr variabel und hängen von Qualität und Quantität der Nahrung ab; im Allgemeinen sezerniren die Pflanzenfresser mehr Galle, als die Fleischfresser. Für einen Menschen von 60 kg würde sie in 24 Stunden ca. 800 C.C. betragen (J. RANKE). Bei Hunden erzielte man die grösste Gallensekretion durch reichliche Fleischfütterung, dagegen nimmt sie bei Fettfütterung bedeutend ab.

Die Galle fliesst nicht direkt in die Darmhöhle, sondern zunächst in die Gallenblase; erst wenn diese so weit gefüllt ist, dass der Widerstand im Duct. choledochus durch den Druck des angesammelten Sekretes überwunden werden kann, erfolgt der Abfluss nach dem Darme. Der Druck, unter welchem die Galle fliesst, ist, wie bei dem Speichel, höher, als der entsprechende Blutdruck (Heidenhain). So z. B. beträgt beim Hunde der Gallendruck 220 Mm. kohlensaures Natron, während gleichzeitig in der Vena mesenterica superior nur ein Druck von 90 Mm. derselben Flüssigkeit vorhanden ist. Die Fortschaffung der Galle wird durch die Athembewegungen unterstützt.

Histologie der Leber. Auf der Oberfläche der Leber, besonders der des Schweines, sieht man kleine Inseln, die von einem rothen Hofe umgeben sind und einen rothen Punkt in der Mitte haben — es sind dies die Leberläppchen; der rothe Hof und der Punkt sind der Ausdruck von Gefässen, die zu dem Läppchen gehören. Die Läppchen sind im Allgemeinen rundlich und bestehen aus den Leberzellen und den zugehörigen Gefässen, die durch ihre Vertheilung eine eigenthümliche Konfiguration auch der Leberzellen bedingen. Jedes Läppchen wird von einem Aste der Leberarterie und der Porta, als Vasa interlobularia, umkreist, während aus der Mitte, als Vas intralobulare, die Vene entspringt. Von den Vasa interlobularia verlaufen zum Vas intralobulare die Kapillaren radiär, sodass zwischen ihnen eben so viel Platz bleibt, dass eine Lage der Leberzellen darin eingebettet ist. Die Zellen bilden das eigentlich sezernirende Parenchym; es sind unregelmässig polygonale Gebilde mit 1—2 Kernen und feinkörnigem Protoplasma, in dem sich häufig Fettkörnchen finden.

Neben den interlobulären Blutgefässen verlaufen auch interlobuläre Gallengefässe, die ebenfalls durch Kapillaren in das Läppchen eintreten: die Gallenkapillaren, welche über die Fläche der Leberzellen hinziehen, während die Blutkapillaren die Ecken einnehmen, sodass innerhalb des Läppchens niemals eine Gallenkapillare neben einer Blutkapillare liegt. Die Gallenkapillaren scheinen eigene Wandungen zu besitzen (Heidenhain).

Gallenbereitung.

Bei der Frage nach der Entstehung der Galle kommen folgende drei Punkte in Betracht: 1) liefert die Leberarterie, die Pfortader oder beide das Material für die Bildung der wesentlichen Gallenbestandtheile? 2) werden dieselben im Leberblute gefunden und durch die Leber nur ausgeschieden oder werden sie in den Leberzellen selbst gebildet? 3) wenn letzteres der Fall ist, aus welchen Bestandtheilen des Blutes werden sie gebildet?

1) Welches Leberblut liefert das Material für die Gallenbildung? Wird das Leberarterienblut durch Unterbindung der Arterie von der Leber ausgeschlossen, so bleibt die Gallensekretion ungestört (Schiff, Betz); wird andrerseits bei offner Arterie die Pfortader unterbunden, so steht die Gallensekretion zwar still, aber auch das Thier

stirbt in kürzester Zeit in Folge der Blutstauung in den Unterleibsgefässen (Küthe). Bei allmäligem Verschluss der Pfortader, ein Zustand, der als „Obliteration" in pathologischen Fällen vorkommt, dauert die Gallensekretion fort, doch ist daraus nichts gegen die Betheiligung der Pfortader bei der Gallenbildung zu schliessen, weil sich Kollateralbahnen entwickeln. Es ist wahrscheinlich, dass das Blut beider Gefässe bei der Gallenbildung betheiligt ist. Da aber die Mengen von Blut, welche durch die Pfortader die Leber passiren, viel grösser sind, als die der Leberarterie, so kommt der Pfortader jedenfalls der grössere Antheil zu.

2) Sind die Gallenbestandtheile im Blute präformirt oder werden sie in den Leberzellen gebildet? Ist ersteres der Fall, so müssen die wesentlichen Bestandtheile der Galle, die Gallensäuren und der Gallenfarbstoff, schon im Pfortaderblut vorhanden sein; indess hat Lehmann[2] vergeblich nach ihnen im Pfortaderblut gesucht. Der Möglichkeit, dass sie ihrer zu geringen Menge wegen nicht aufgefunden werden konnten, begegnen die Versuche von Joh. Müller, Kunde und Moleschott, welche Fröschen die Leber exstirpirten und selbst nach Wochen nirgends im Blute Gallenbestandtheile entdecken konnten. Es folgt daraus, dass die spezifischen Gallenbestandtheile erst in der Leber und hier wahrscheinlich in deren Zellen gebildet werden.

3) Aus welchem Material wird die Galle gebildet? Die Beantwortung dieser Frage verlangt eine vergleichende Untersuchung des Blutes der Pfortader und der Lebervene, die zwar schon wiederholt gemacht worden ist, aber bisher noch zu keinem brauchbaren Resultate geführt hat (Flügge).

Ueber die Entstehung der Gallensäuren lässt sich nichts Sicheres aussagen; nur ist wahrscheinlich, dass die selbstständig gebildete Cholalsäure mit dem ebenfalls vorher gebildeten Glycin oder Taurin sich verbindet, analog der Bildung der Hippursäure (s. Harn).

Das Bilirubin bildet sich aus dem Hämoglobin der rothen Blutzellen, denn: 1) entsteht das mit dem Bilirubin identische Hämatoidin (Virchow) aus dem rothen Blutfarbstoff; 2) wird der Gehalt der Galle an Bilirubin durch Injektion von reinen Hämoglobinlösungen ins Blut beträchtlich gesteigert (Tarchanoff). Aus derselben Quelle stammen wahrscheinlich auch die Spuren von Eisen, welche in der Galle gefunden werden.

Hämatogene Bildung des Gallenfarbstoffes. Hämatogen heisst die Bildung des Gallenfarbstoffes, wenn derselbe im kreisenden Blute mit Umgehung der Leber entsteht im Gegensatz zu der hepatogenen Bildung, die in der Leber stattfindet. Frerichs[2] hatte zuerst gesehen, dass nach Injektion von Gallensäuren

[1] Lehmann. Lehrbuch d. physiol. Chemie. Bd. II.

[2] Frerichs. Klinik der Leberkrankheiten. 1858.

ins Blut von Hunden Gallenfarbstoff im Harn auftritt. Kühne konnte das Resultat bestätigen und erklärte, dass das Bilirubin aus dem Farbstoff der rothen Blutkörperchen entstanden sei, welcher durch den zerstörenden Einfluss der Gallensäuren im Blutstrom frei geworden war. Denselben Erfolg haben Injektionen von solchen Flüssigkeiten ins Blut, die ebenfalls rothe Blutkörperchen auflösen, z. B. Wasser (M. Hermann).

Einfluss des Nervensystems. Ein direkter Nerveneinfluss, wie bei den Speicheldrüsen, ist nicht vorhanden. Nach der doppelseitigen Durchschneidung der Vagi sah Heidenhain zwar die Gallensekretion abnehmen, doch ist dies die Folge der gestörten Athmung, da die Athembewegungen der Fortschaffung der Galle förderlich sind. Macht man die Vagusdurchschneidung unterhalb des Zwerchfells, nachdem die Lungennerven schon abgegeben sind, so bleibt die Gallensekretion unverändert. Reizung des Rückenmarks giebt erst eine Zunahme, sehr bald eine Abnahme der Sekretion, doch ist der Einfluss nur ein indirekter, denn die anfängliche Zunahme hat ihren Grund in einer Auspressung des vorhandenen Sekrets entweder durch eine Zusammenziehung der Gallengänge, deren glatte Muskeln vom Rückenmark innervirt werden (Heidenhain) oder durch die allgemeine Kontraktion der Leberarterie und die damit verbundene Volumabnahme der Leber (Grünhagen). Die folgende Herabsetzung der Sekretion hat ihren Grund in der Herabsetzung des Blutdrucks. Die im Rückenmark gereizten Nerven treten durch den N. splanchnicus in die Leber, da Reizung desselben analoge Erscheinungen giebt (J. Munk).

Mechanik der Sekretion. Es ist über dieselbe nichts Sicheres bekannt; man hat sich vorzustellen, dass Blutbestandtheile in die Leberzellen filtriren; aus denen die Galle bereitet wird. Zwei Wege stehen derselben zum Abfluss offen: die Rückkehr in's Blut und die vorhandenen Gallenkapillaren. Die Galle fliesst, wie jede Flüssigkeit, offenbar dahin, wo geringere Widerstände zu überwinden sind. Aus der Thatsache, dass sie den zweiten Weg wählt, kann man schliessen, dass die Widerstände nach dorthin geringer sind. Dass die Rückkehr in's Blut aber nicht unmöglich ist, geht aus der Beobachtung hervor, dass unter gewissen Bedingungen grosse Mengen von Galle in der Leber resorbirt und in's Blut aufgenommen werden, jedoch findet, soviel sich bisher hat nachweisen lassen, diese Aufnahme interlobulär statt (Heidenhain), während der Uebergang in die Gallengefässe intralobulär vor sich geht.

Resorption von Galle in der Leber. Wird der Druck in den Gallenkapillaren grösser, als er normal ist, so fliesst keine Galle aus der Leber ab, sondern dieselbe wird ins Blut resorbirt. Dieser Fall wird bei Steigerung des Drucks in den Gallengängen durch Stauung des Sekretes eintreten. Eine solche Stauung kann statthaben: a) bei mechanischem Verschluss des Duct. choledochus durch die verschiedensten Umstände; b) bei Athemstörungen. Hat die Aufnahme der Galle ins Blut eine Zeit lang gedauert [beim Kaninchen erscheint bei Verschluss des Duct. choledochus nach 20 Stunden Gallenfarbstoff im Harn (Steiner), bei Hunden nach 48 Stunden (Frerichs), bei Menschen nach 3 Tagen (Tiedemann

und GMELIN)], so färben sich die Conjunctiva und die äussere Haut intensiv gelb, der Puls ist verlangsamt, im Harn sind Gallenfarbstoff und Gallensäuren nachweisbar und die Exkremente sind farblos: ein Symptomenkomplex, den die Pathologie als Icterus bezeichnet.

Gallensteine. In der Gallenblase oder den Gallengängen findet man manchmal Gallensteine, deren Bildung offenbar eine Zersetzung der Galle vorausgeht, in Folge deren sich Niederschläge bilden, die zu jenen Steinen anwachsen. Man unterscheidet: 1) Krystallinische Gallensteine; sie bestehen fast ganz aus Cholestearin, haben einen krystallinischen Bruch, sind nur wenig gefärbt, auf den Schnittflächen glänzend und ziemlich leicht zu pulvern. 2) Nicht krystallinische glatte, gelblich-weisse Gallensteine von seifenartigem Glanze und konzentrisch schaligem Gefüge; sie bestehen ebenfalls vorwiegend aus Cholestearin und sind die häufigsten. 3) Gallensteine, welche aus abwechselnden Schichten von vorherrschendem Cholestearin und Gallenfarbstoff bestehen; sie sind ebenfalls sehr häufig. 4) Schwarze oder dunkelgrüne, zuweilen metallisch glänzende oder dunkelrothbraun gefärbte Konkretionen von erdigem Bruch; dieselben sind zerreiblich, nehmen durch Schaben keinen Wachsglanz an und bestehen hauptsächlich aus Bilirubinkalk; sie sind ziemlich selten.

d) Der pankreatische Saft.

Der pankreatische Saft ist das Sekret des Pankreas, das durch einen eignen Ausführungsgang, der mit dem Duct. choledochus in das Duodenum mündet, in den Darm ergossen wird. Dasselbe ist, aus einer temporären Fistel (CL. BERNARD) gewonnen, ausserordentlich zähe, farblos, reagirt stark alkalisch, gesteht unter 0° abgekühlt zu einer durchsichtigen Gallerte und enthält 10% feste Bestandtheile. Von letzteren sind organische:

1) drei Fermente, und zwar:
   a) ein Ferment, welches Stärke in Traubenzucker umsetzt (VALENTIN);
   b) ein Ferment, welches Eiweiss in Peptone überführt (CORVISART);
   c) ein Ferment, welches neutrale Fette spaltet (CL. BERNARD);
2) Eiweiss, da der Saft bei 75° stark gerinnt;
3) Leucin, Xanthin und Guanin.

Anorganische Bestandtheile sind kohlensaure und phosphorsaure Alkalien und Erden, sowie endlich nur wenig Kohlensäure auf Zusatz von Essigsäure. Pankreatischer Saft aus permanenten Fisteln ist sehr dünnflüssig, gerinnt in der Hitze nur in Flocken, hat 1—2% fester Bestandtheile und zeigt auf Essigsäurezusatz eine sehr reiche Kohlensäureentwicklung. Die Zusammensetzung ist die gleiche, wie in dem ersten Sekret, nur ist der Gehalt an festen Bestandtheilen und zwar an organischen ein sehr geringer.

Die Menge des Sekretes, die in bestimmter Zeit abgesondert wird, ist verschieden nach der Natur des Sekretes; von dem ersteren sezernirt ein sehr grosser Hund in einer Stunde kaum 1—$1^1/_2$ Gramm (CL. BERNARD); von dem letzteren giebt 1 kg Hund in 24 Stunden 30—120 Gramm; ein Mensch von 60 kg würde darnach täglich 7·24 kg liefern (BIDDER und SCHMIDT).

Histologie des Pankreas. Das Pankreas ist ebenfalls eine acinöse Drüse, deren Acini Drüsenzellen von kurz cylindrischer oder abgestutzt kegelförmiger Gestalt besitzen, an denen man eine innere dunkelkörnige und eine äussere homogene Zone unterscheiden kann (HEIDENHAIN); auf der Grenze der beiden liegt der Kern, bald mehr nach aussen, bald nach innen. In Karmin färbt sich die Aussenzone und der Kern, die Innenzone bleibt ungefärbt.

Gewinnung des Sekretes. Man gewinnt das Sekret entweder aus temporären Fisteln, indem man in den Ausführungsgang eine Kanüle legt und das Sekret sofort auffängt, oder aus permanenten Fisteln, die man in derselben Weise, wie die Magen- und Gallenfisteln anlegt, aus denen man das Sekret erst nach der Verheilung entnimmt.

Bedingung der Sekretion. Die Drüse sezernirt nicht fortwährend, sondern nur während der Verdauung, und zwar beginnt die Sekretion unmittelbar mit der Verdauung, steigt 2—3 Stunden, sinkt wieder, um 6—8 Stunden darnach ihre Höhe zu erreichen, und ist kurz nach vollbrachter Verdauung völlig beendet. Die erste Sekretion tritt bei Eintritt der Speisen in den Magen ein, das zweite Ansteigen fällt zusammen mit dem Eintritt grösserer noch unverdauter Massen in den Dünndarm. Während der Sekretion ist die Drüse stark geröthet und fliesst helleres Blut in ihren Venen.

Nerveneinfluss. Die Abhängigkeit der Sekretion von dem Eintritt der Speisen in den Magen weist auf einen nervösen Einfluss hin, noch mehr die beiden Thatsachen, dass jedesmal während eines Brechaktes (CL. BERNARD), sowie bei Reizung des centralen Endes eines N. vagus (O. BERNSTEIN) die Sekretion des Pankreas still steht. Man muss also annehmen, dass von der Magenschleimhaut aus die Sekretion sowohl angeregt, als gehemmt werden kann. Durchschneidet man sämmtliche die Blutgefässe der Drüse begleitende Nerven, so tritt eine ungewöhnlich reiche und kontinuirliche Sekretion ein, die durch Reizung der centralen Vagi nicht mehr gehemmt werden kann (O. BERNSTEIN). Ein direkter Nerveneinfluss auf die Sekretion, ähnlich dem bei den Speicheldrüsen, hat sich bisher nicht auffinden lassen.

Mechanik der Sekretion. In den Zellen des Pankreas von Hunden und Kaninchen, welche methodisch gefüttert werden, treten nach HEIDENHAIN folgende Veränderungen während der Sekretion ein: Mit Beginn der Verdauung und während der Zeit, wo die lebhafte Sekretion des pankreatischen Saftes stattfindet, nehmen die Drüsenzellen an Grösse bedeutend ab und zwar bezieht sich diese Abnahme

nur auf die körnige Innenzone, während die Aussenzone unverändert bleibt. In der zweiten Verdauungsperiode, wenn die Absonderung sinkt und zum Stillstand gelangt, nehmen die Drüsenzellen sehr erheblich zu, indem die körnige Innenzone bedeutend wächst, während die homogene Aussenzone auf einen sehr schmalen Streifen reduzirt ist. Nach längerem Hungern nehmen die Zellen wieder ab, ebenso die Innenzone; man findet die Zellen in dem oben geschilderten Zustande.

Diese Bilder sind höchst wahrscheinlich so zu verstehen, dass das Schwinden der Innenzone während der lebhaften Sekretion zu beziehen ist auf den Verbrauch derselben zur Bildung des Sekretes, während die gleichzeitige Zunahme der Aussenzone die Aufnahme von neuem Bildungsmaterial zu bedeuten hat; in der zweiten Verdauungsperiode, wo die Absonderung schon stillzustehen beginnt, wird aus dem aufgenommenen Material die körnige Innenzone restituirt, endlich stellt sich während des Hungerzustandes das ursprüngliche Verhältniss von Aussen- und Innenzone wieder her.

e) Der Darmsaft.

Der Darmsaft besteht aus dem Sekret der LIEBERKÜHN'schen und BRUNNER'schen Drüsen. Derselbe ist farblos, zähe, fadenziehend und von stark alkalischer Reaktion; er enthält im Mittel 2·5% fester Bestandtheile, darunter Eiweiss und zwei Fermente; ferner kohlensaure Salze, sodass er bei Säurezusatz viel Kohlensäure entwickelt; endlich viel Natron, viel Chlorsalze, weniger schwefelsaure und phosphorsaure Salze (BIDDER und SCHMIDT, THIRY). Von den beiden Fermenten verwandelt das eine Fibrin in alkalischer Lösung in Pepton (LEUBE, KÜHNE), das andere Rohrzucker in Traubenzucker (LEUBE). Nach THIRY wird der Darmsaft nicht stetig, sondern nur auf Reizung der Schleimhaut sezernirt. Bei mechanischer Reizung der Schleimhaut von der Fistel aus erhielt er während einer Stunde im Maximum 4 Gramm Sekret von 30 Quadratcentimeter Darmfläche.

Gewinnung des Darmsaftes. BIDDER und SCHMIDT unterbanden, um das Sekret zu gewinnen, den Pylorus, den Duct. choledochus und pankreaticus. FRERICHS hat Darmschlingen abgebunden. THIRY trennte ein Stück des Darmrohrs an zwei Stellen bis aufs Mesenterium und nähte das eine Ende zu, während das andere Ende in die Bauchwand eingeheilt wurde; das Magen- und Afterende des durchschnittenen Darms wurde durch eine sogenannte Darmnaht vereinigt.

2. Die Milch (s. unter Nahrungsmittel).

3. Der Schleim.

Auf allen Schleimhäuten findet sich in sehr geringer Menge eine stark fadenziehende, durchsichtige, geruch- und geschmacklose, alkalisch reagirende Flüssigkeit, welche „Schleim" genannt wird. Derselbe entsteht

entweder in den sogenannten Schleimdrüsen, die in allen Schleimhäuten vorhanden sind oder in den Epithelzellen der betreffenden Schleimhaut, und zwar in beiden Fällen höchst wahrscheinlich durch schleimige Metamorphose der Drüsen- oder Epithelzellen; wenigstens findet man im Schleim regelmässig Reste von Epithelzellen der Schleimhaut, aus der er stammt. Daneben findet man auch sogenannte „Schleimkörperchen“, die den weissen Blutkörperchen ausserordentlich ähnlich und wahrscheinlich mit ihnen identisch sind.

Im Katarrh der Schleimhäute, einem häufig vorkommenden pathologischen Prozesse, findet eine ausserordentlich vermehrte Schleimbildung statt; zugleich tritt eine excessive Vermehrung der Schleimkörperchen auf, sodass der Schleim wie Eiter aussieht.

Schon physiologisch findet eine sehr reichliche Schleimbildung bei allen Mollusken auf ihrer gesammten Hautoberfläche statt.

An chemischen Bestandtheilen enthält der Schleim: 1) Mucin, Schleimstoff, welcher in Wasser nur aufquillt, und dem die schleimigen Flüssigkeiten die fadenziehende Beschaffenheit verdanken. Es wird durch Kochen nicht gefällt, aber durch Alkohol und Mineralsäuren, und löst sich im Ueberschuss des Fällungsmittels wieder. Durch Essigsäure wird es ebenfalls gefällt, ohne sich aber im Ueberschuss derselben wieder zu lösen; 2) Spuren von Albumin und Fett; 3) Extraktivstoffe; 4) anorganische Salze; Chloralkalien, phosphorsaure und schwefelsaure Alkalien, phosphorsaure Erden und Spuren von Eisenoxyd; 5) Wasser zu ca. 95%. Seine Bedeutung ist die eines mechanischen und chemischen Schutzes für die blut- und nervenreichen Schleimhäute. Resorbirt wird er nicht wieder, sondern wahrscheinlich vollständig nach aussen abgegeben.

4. Die Thränenflüssigkeit.

Der Mensch und sämmtliche Wirbelthiere, mit Ausnahme der im Wasser lebenden nackten Amphibien und Fische, besitzen in ihrer Augenhöhle eine Drüse, welche eine Flüssigkeit, die „Thränenflüssigkeit“, absondert, wodurch die vordere Augenfläche, namentlich die Hornhaut, fortwährend feucht erhalten wird. Sie scheint insofern für die Hornhaut von Bedeutung zu sein, als die letztere pathologische Veränderungen erfährt, wenn die Thränenflüssigkeit, z. B. nach Entfernung der Augenlider, sehr rasch verdunstet. Weiterhin wird sie durch die Thränenkanälchen und den Thränennasengang in die Nasenhöhle geführt, wo sie dem Nasenschleim beigemischt mit demselben zeitweise aus der Nase entfernt wird.

Durch Reizung des Auges oder der Nasenschleimhaut, namentlich aber durch psychische Affekte, Freude, Schmerz u. s. w., kann die Thätig-

keit jener Drüse so erhöht werden, dass ihr Sekret als **Thränen** über die Augenlider auf die Wangen herunterstürzt.

Die Thränenflüssigkeit ist klar und farblos, von salzigem Geschmack und stark alkalischer Reaktion; sie enthält nach Frerichs[1] 0·94 bis 1·30 % fester Bestandtheile, darunter Eiweiss, Schleim, Fett und Salze, namentlich Kochsalz, ferner phosphorsaure Alkalien und Erdphosphate.

Nerveneinfluss. Die Thatsache dass alle die Reize, welche den sensiblen Augenast des N. trigeminus treffen, sowie namentlich, dass die psychischen Affekte reichlichen Thränenfluss hervorrufen, weisen auf einen Nerveneinfluss hin. In der That hat die direkte, elektrische Reizung des N. lacrymalis ausgiebige Thränensekretion zur Folge (Frerichs).

Wie die Speicheldrüsen, so zeigt auch die Thränendrüse nach anhaltender Thätigkeit mikroskopische Veränderungen ihrer Zellen (Reichel).

5. Der Hauttalg.

Der Hauttalg wird in den Talgdrüsen, welche in der äusseren Haut liegen und in die Haarbälge münden, gebildet; frei kommen die Talgdrüsen nur an den Lippen und dem Präputium vor. Die Bildung des Talges geschieht durch fettige Degeneration und Zerfall der plattenförmigen Drüsenepithelzellen. Der Hauttalg besteht aus Neutralfett (Palmitin und Oleïn) und Seifen, einem eigenthümlichen kaseïnähnlichen Eiweisskörper, anorganischen Salzen, namentlich phosphorsauren Erden und Alkalien, sowie Salmiak und Wasser zu 67 %.

Der Hauttalg hat wohl nur die Bedeutung, die äussere Hautoberfläche mit einer dünnen Fettschicht zu überziehen, um dieselbe geschmeidig zu erhalten. Resorbirt wird von demselben wahrscheinlich nichts, sondern er wird zusammen mit den verhornten Epidermisschuppen von der Haut entfernt.

Das **Ohrenschmalz** ist ein Gemisch der Absonderungsprodukte der im äusseren Gehörgange befindlichen Talg- und Schweissdrüsen; man findet nämlich in demselben Elemente aus beiden Drüsen, einerseits verfettete Talgzellen, andrerseits freies Fett, Cholestearinkrystalle und ein Pigment, das dem Ohrenschmalz seine gelbbraune Farbe giebt (s. Schweiss). Seine chemischen Bestandtheile sind ein Eiweisskörper, Oleïn, Stearin, Kaliseifen, ein in Wasser löslicher, gelber, bitter schmeckender Körper und anorganische Stoffe.

Das Produkt der Meibom'schen Drüsen (freier Rand der Augenlider) ist dem Hauttalg wahrscheinlich mehr oder weniger gleich.

[1] Frerichs. „Thränensekretion" in Wagner's Handwörterbuch d. Physiologie. Bd. III.

Das Bibergeil, Castoreum, das aus den sehr entwickelten Talgdrüsen im Präputium des Penis und der Clitoris vom Biber stammt, ist dem Hauttalg ähnlich, enthält daneben noch das Castorin, harzartige Materie und eine Spur Phenol.

6. Die Samenflüssigkeit (s. b. Zeugung).

Anmerkung. Die Thränenflüssigkeit und der Hauttalg entsprechen nicht vollständig den Charakteren, welche oben als für die Sekrete bezeichnend aufgestellt worden sind. Sie gehören zu denselben nur insofern, als sie, bevor ihre vollständige Entfernung aus dem Körper geschieht, demselben einen, wenn vielleicht auch nur geringen Dienst leisten. Spezifische Bestandtheile, die in Blut oder Lymphe nicht vorhanden sind, besitzen sie nicht. Sie bilden so den Uebergang zu den folgenden Flüssigkeiten.

§ 2. Die Exkrete.

Die Exkrete sind Drüsenflüssigkeiten, die im Wesentlichen als Transsudate des Blutes zu betrachten sind, daher nur solche Stoffe enthalten, die auch im Blute in grösserer oder geringerer Menge schon vorhanden sind. Bei ihrer Ausscheidung scheinen chemische Prozesse in den Drüsenzellen nicht stattzuhaben. Sie sind bestimmt, den Körper definitiv, ohne jede vorangegangene Leistung zu verlassen; sie sind demnach Auswurfsstoffe, deren Eliminirung aus dem Körper fortwährend stattfinden muss, da ihre Retension schwere Ernährungsstörungen, selbst den Tod des Individuums zur Folge haben kann.

Diese Exkrete sind: 1) der Harn, 2) der Schweiss.

1. Der Harn.

Der Harn des Menschen, welcher durch die beiden Nieren abgeschieden wird, ist im frischen Zustande durchsichtig klar, von stroh- bis rothgelber Farbe, von eigenthümlichem Geruch, reagirt stets sauer und hat ein spezifisches Gewicht von durchschnittlich 1015—1020. An morphotischen Elementen findet man in demselben häufig die grossen Pflasterzellen, die aus der Harnblase und Harnröhre stammen.

Der Harn der Thiere ist im Wesentlichen von derselben Beschaffenheit wie der des Menschen, nur erscheint er bei den Pflanzenfressern trübe und reagirt konstant alkalisch, geht aber im Hungerzustande ebenfalls in die saure Reaktion über.

Chemische Zusammensetzung. Der Harn besteht aus dem Harnwasser (ca. 96 %) und den in ihm aufgelösten festen Bestandtheilen (ca. 4 %). Die letzteren sind:

1) Der **Harnstoff** und seine Verwandten: Harnsäure, Kreatinin, Xanthin, Hypoxanthin;
2) die **aromatischen Körper**: Hippursäure, Phenol, Kresol, Indol, Skatol;
3) die **Oxalsäure**;
4) die **Harnfarbstoffe** und
5) die **anorganischen Substanzen**: Natrium, Kalium, Calcium, Magnesium, Ammoniak, Chlor, Spuren von Eisen, Schwefelsäure, Phosphorsäure.

An **Gasen**: Kohlensäure, Stickstoff und Spuren von Sauerstoff.

Der **Harnstoff** ist der wesentlichste Bestandtheil unter den festen Substanzen des Harns, deren grösste Menge er auch ausmacht; er ist leicht löslich in Wasser und Alkohol, unlöslich in Aether; er krystallisirt in weissen vierseitigen Prismen, bei rascher Krystallisation in feinen Nadeln. Bei längerem Stehen geht er vermittelst eines Fermentes unter Wasseraufnahme in kohlensaures Ammoniak über $CH_4N_2O + 2H_2O = (NH_4)_2CO_3$, ein Vorgang, den man die alkalische Gährung des Harnstoffs nennt (die gleiche Umsetzung erfährt der Harnstoff durch starke Mineralsäuren und die Hydrate der Alkalien oder beim Erhitzen seiner Lösung in zugeschmolzenen starken Glasröhren bis auf 180—200° C.). Mit Salpetersäure und Oxalsäure bildet er charakteristische Verbindungen: Im ersten Falle erhält man Krystalle von salpetersaurem Harnstoff in rhombischen Tafeln, in letzterem Falle kleine Krystalle von oxalsaurem Harnstoff. Ebenso verbindet er sich mit salpetersaurem Quecksilberoxyd zu salpetersaurem Quecksilberoxyd-Harnstoff.

Der Harnstoff ist das Endprodukt einer Reihe von Metamorphosen, welche die Albumine und Albuminoide im Körper durch den Stoffwechsel erleiden. Daher wird die täglich gebildete Harnstoffmenge von der Energie jener Vorgänge abhängen, bei denen ein Eiweisszerfall stattfindet. Ein erwachsener Mensch entleert in 24 Stunden unter normalen Verhältnissen 35 Gramm Harnstoff. Diese Zahl schwankt:

a) mit der **Harnmenge**, deren Zunahme auch ein Steigen der 24stündigen Harnstoffausfuhr bedingt (Bischoff, Kaupp u. A.). (Daher vermehren Kochsalz oder Salpeter die Harnstoffausscheidung, weil sie die Wasserausfuhr erhöhen). Doch ist der Harnstoffgehalt eines häufig gelassenen Harnes in den einzelnen Entleerungen geringer, als wenn die Harnentleerung weniger häufig stattfindet.

b) mit der **Art der Nahrung**; bei reiner Eiweissnahrung oder Fleischdiät steigt sie sehr erheblich, entsprechend den eingeführten Eiweissmengen, eine Steigerung, die schliesslich eine Grenze erreicht, über die hinaus eine Zunahme des Harnstoffs nicht mehr statt-

findet (Bischoff und Voit). Im Hungerzustande sinkt die ausgeschiedene Harnstoffmenge fortwährend, selbst bis zum Hungertode; die Bildung des Harnstoffes geschieht hier offenbar auf Kosten des Eiweisses der Gewebe (Lassaigne, Bischoff u. A.). Fett oder Kohlehydrate zu reichlicher Fleischnahrung zugesetzt vermindern die Harnstoffausscheidung (Bischoff und Voit).

c) mit dem Alter und Geschlecht; sie ist bei Männern grösser, als bei Frauen; bei Kindern ist die absolute Harnstoffmenge geringer, auf das Körpergewicht berechnet aber grösser, als bei Erwachsenen.

d) mit der Tageszeit; sie nimmt des Morgens bis 11 Uhr ab, steigt dann allmälig und erreicht um ca. 5 Uhr ihr Maximum, um dann wieder abzunehmen. Unabhängig ist die Harnstoffausscheidung von Ruhe und Bewegung, denn bei der Besteigung des Faulhorns fanden Fick und Wislicenus die ausgeschiedene Harnstoffmenge unverändert.

Quantitative Harnstoffbestimmung. Liebig's Titrirmethode beruht auf der Eigenschaft des Harnstoffs, aus seinen Lösungen durch salpetersaures Quecksilberoxyd gefällt zu werden. Hat man die Phosphorsäure durch Aetzbaryt, das Chlor durch Silbernitrat ausgefällt und setzt man zu einer verdünnten Harnstofflösung titrirtes salpetersaures Quecksilberoxyd so lange zu, bis eine Probe mit kohlensaurem Natron einen gelben Niederschlag giebt, so ist in der Flüssigkeit kein freier Harnstoff mehr vorhanden, sondern ein geringer Ueberschuss der Quecksilberlösung. In dem Niederschlage kommen auf 1 Molekül Harnstoff 2 Moleküle Quecksilberoxyd oder auf 60 Gewichtstheile Harnstoff 432 Gewichtstheile Quecksilberoxyd. War die Lösung des salpetersauren Quecksilberoxyd so titrirt, dass auf 1 Kubikc. derselben 10 Milligrm. Harnstoff kam und musste man von der Lösung bis zum Auftreten der gelben Färbung z. B. 16 Kubikc. hinzufügen, so wären in der untersuchten Harnmenge $16 \cdot 10 = 160$ Milligrm. Harnstoff enthalten.

Die Methode nach Bunsen besteht darin, den Harnstoff aus seinen Zersetzungsprodukten zu bestimmen, indem die bei der Zersetzung des Harnstoffs in zugeschmolzenen Röhren (s. oben) gebildete Kohlensäure an Baryt gebunden und aus dem Gewichte des kohlensauren Baryts das der Kohlensäure, resp. des Harnstoffs berechnet wird. Die Methode nach Heintz und Ragsky, welche den Harnstoff durch konzentrirte Schwefelsäure zu Ammoniak zersetzen, bestimmt das an die Schwefelsäure gebundene Ammoniak gewichtsanalytisch und berechnet daraus die Harnstoffmenge. Hüfner's Methode bestimmt den Harnstoff quantitativ durch Zersetzung desselben mit unterbromigsaurem Natron aus dem gebildeten Stickgas.

Harnsäure; sie ist schwer löslich in kaltem, besser in heissem Wasser, gar nicht in Alkohol und Aether, leicht löslich in Lösungen neutraler phosphorsaurer und kohlensaurer Alkalien, indem sie denselben einen Theil des Alkali entzieht und saures harnsaures Alkali (Natron) neben sauren phosphorsauren und kohlensauren Alkalien bildet, welchen der Harn seine saure Reaktion zu verdanken hat. Die Harnsäure krystallisirt leicht und bildet kleine rhombische Prismen.

Durch Oxydation geht die Harnsäure in Harnstoff über; sie ist die Vorstufe des Harnstoffs und wird als solche im Körper selbst gebildet. Leicht erkennbar ist sie durch die Murexidprobe: man betupft die in eine Abrauchschale gebrachte Substanz, in der man Harnsäure vermuthet, mit einigen Tropfen Salpetersäure und dampft heiss bei mässiger Wärme bis zur völligen Trockne ab. Lässt man von der Seite her einen Tropfen Ammoniak hinzufliessen, so bilden sich purpurrothe Flecke (Murexid), die blauviolett sind, wenn man statt dessen einen Tropfen Kali- oder Natronlauge zufliessen lässt.

Die in 24 Stunden abgeschiedene Menge beträgt $^1/_2$—1 Gramm. Der Harn der Herbivoren enthält nur selten Harnsäure; sehr reich daran ist der Harn der Vögel, welcher nicht flüssig, sondern breïg ist und nur Spuren von Harnstoff führt, also die im Harn erscheinenden stickstoffhaltigen Substanzen als Harnsäure ausführt, ebenso bei den Schlangen und Schildkröten. Bei manchen pathologischen Zuständen, wie z. B. in der Gicht, wo an den Gelenkenden der Knochen harnsaure Salze abgelagert werden, nimmt auch beim Menschen der Gehalt des Harns an Harnsäure zu.

Kreatinin; die Menge des täglich ausgeschiedenen Kreatinin's beträgt 1·1 Grm., sie steigt bei Fleischkost und ist am geringsten bei Pflanzenkost, verschwindet aber selbst nicht im Hungerzustande.

Xanthin und Hypoxanthin. Die Menge, in welcher diese Substanzen im Harn vorkommen, ist äusserst gering.

Die Hippursäure kommt besonders reichlich im Harn der Herbivoren vor, ist aber auch ein normaler Bestandtheil des menschlichen Harns, dessen Gehalt an derselben durch reine Pflanzenkost bedeutend gesteigert werden kann, ebenso durch den Genuss von Benzoësäure. Sie ist schwer löslich in Wasser, Alkohol und Aether, bildet aber krystallisirbare Salze, die sich in Wasser lösen. Da Pflanzenkost den Hippursäuregehalt des Harns so sehr steigert, so vermuthete man in den Futterkräutern den Benzoëkörper, aus dem sich unter Hinzutritt von Glycin die Hippursäure bildet, doch konnte nur festgestellt werden, dass die Cuticularsubstanzen es sind, deren Genuss die Hippursäuremenge erhöht (Kühne und Hallwachs, Meissner u. A.), ebenso der Genuss von Pflaumen, Preisselbeeren und anderen Früchten. Indess stammt die Benzoësäure nicht allein aus der Nahrung, sondern muss auch im Körper gebildet werden, denn selbst im Hungerzustande, wo die Thiere von ihrem eigenen Fleische zehren, hört die Ausscheidung der Hippursäure nicht auf (Schultzen).

Was den Ort der Hippursäurebildung betrifft, so schliesst Kühne aus der Thatsache, dass direkt ins Blut injizirte Benzoësäure im Harn nicht als Hippursäure, sondern als Benzoësäure wieder erscheint, dass die Bildung in der Leber

vor sich gehe, denn auch nach Genuss von Benzoësäure, wenn man die Leber aus dem Kreislauf ausschaltet, erscheint sie im Harn als solche wieder. Dagegen verlegt MEISSNER ihre Bildung in die Nieren. Nach Injektion von Benzoësäure in das Blut von Hunden, denen die Nierenarterien unterbunden waren, konnten BUNGE und SCHMIEDEBERG weder im Blute, noch in den Geweben Hippursäure nachweisen. Wurde dem künstlichen Blutstrom durch die ausgeschnittene Niere Benzoësäure zugefügt, so war in dem abfliessenden Blute neben Benzoësäure stets Hippursäure nachzuweisen, weshalb die Bildung der Hippursäure in die Nieren verlegt wird.

Wie nach dem Genuss von Benzoësäure, so wird auch nach Zimmt- und Chinasäure die Hippursäureausscheidung vermehrt.

Phenol, Kresol, Indol, Skatol, welche als mit Schwefelsäure gepaarte Verbindungen im Harn erscheinen, aus denen sie durch starke Mineralsäuren oder durch Fäulniss abgespalten werden (BAUMANN). Dieselben stammen höchst wahrscheinlich aus dem Darme, in dem sie als Fäulnissprodukte der Eiweisse auftreten; ein Anhalt dafür bietet die Thatsache, dass sie bei Stagnation des Dünndarminhaltes oder nach subkutaner Injektion in grösserer Menge im Harne zu finden sind.

Oxalsäure, $C_2 H_2 O_4$, als Calciumoxalat durch die sauren Salze des Harnes in Lösung gehalten. Wenn der Harn alkalisch wird, fällt der oxalsaure Kalk in Oktaëdern (Briefcouverts) aus. Die Oxalsäure tritt namentlich nach dem Genusse kohlensäurehaltiger Getränke auf; ihre tägliche Menge ist sehr schwankend.

Harnfarbstoffe; am meisten bekannt davon ist das Urobilin (JAFFÉ), dessen Anwesenheit das gelbliche Aussehen des Harns bedingt und das offenbar von dem Bilirubin abstammt, aus welchem es MALY künstlich durch reduzirende Mittel (Natriumamalgam) hat darstellen können. Daneben erscheinen im Harn mitunter Indigblau und Indigroth, die sich aus dem Indikan durch Fäulniss abgespalten haben (Als Indikan bezeichnete man früher die schwefelsaure Verbindung des Indols, aus welcher sich nach Abspaltung des Indols unter O-Aufnahme Indigo bildet).

Anorganische Substanzen. Dieselben werden, ebenso wie die den Körper verlassenden Nhaltigen Substanzen, vorzüglich durch den Harn entfernt; obenan steht das Kochsalz, das täglich zu 16·5 Grm. ausgeschieden wird, doch ist diese Menge sehr variabel. Beim Hungern hört die Kochsalzausfuhr zwar nicht auf, nimmt aber allmälig ab. Bei ganz kochsalzfreier Nahrung nimmt die Kochsalzmenge ebenfalls ab, aber schon am Abend des dritten Tages erscheint Eiweiss im Harn (WUNDT). Die Kochsalzausscheidung nimmt zu, wie der Harnstoff, mit der Harnmenge, mit der Häufigkeit der Harnentleerungen und variirt, analog dem Harnstoff, mit der Tageszeit, bei Wechselfiebern an den Fiebertagen. Sie ist vermindert bei Wechselfieber an den fieberfreien Tagen und bei Rheumatismus acutus; bis zum Verschwinden vermindert: bei akutem Hydrops, Morbus Brightii; akuter Tuberkulose und besonders Pneumonie;

endlich bei Cholera und Typhus. Das fast völlige Aufhören der Kochsalzausscheidung im Fieber ist zum Theil durch die geringe Nahrungsaufnahme und durch anderweitige Ausscheidungen (Diarrhöen und seröse Transsudate) bedingt, zum Theil vielleicht auch noch durch andere vor der Hand unbekannte Umstände. Jedenfalls ist in allen akuten Krankheiten beim Fortschreiten derselben die Kochsalzausscheidung im Abnehmen begriffen, umgekehrt bei der Abnahme der Krankheit.

Schwefelsäure und Phosphorsäure werden täglich zu 2 Gramm ausgeschieden. Die Schwefelsäure ist im Harn ausschliesslich an Alkali gebunden; sie stammt aus dem Schwefel der Eiweisskörper, sodass ihre Ausscheidung der des Harnstoffes parallel gehen würde, was in der That der Fall ist. Ein geringer Theil der Schwefelsäure stammt aus dem im Darme aus der Galle abgespaltenen und resorbirten Taurin. Die Phosphorsäure ist theils an Alkali als saures phosphorsaures Alkali theils an die alkalischen Erden Kalk und Magnesia gebunden, welch' letztere durch das saure Alkaliphosphat in Lösung erhalten werden. Daher fallen die Erdphosphate aus, sobald der Harn neutral oder alkalisch wird.

An Basen werden durch den Harn ausgeschieden: Kali, Natron, Ammoniak (als Urat), Calcium und Magnesium.

Die Gase sind Kohlensäure, Stickstoff und Sauerstoff. Nach Pflüger sind in 100 Vol. Harngasen ca. 9·05 % CO_2, 5·52 % N und 0·43 O enthalten.

Zufällige Harnbestandtheile können nach dem Genuss von Arzneimitteln und sonstigen löslichen Stoffen in dem Harn auftreten und zwar entweder in unveränderter oder veränderter Form, je nach ihrer Konstitution. In den Harn gehen niemals diejenigen Körper über, welche mit den Albuminaten unlösliche Verbindungen eingehen und solche, die im Blute schnell verbrannt werden; leicht gehen diejenigen über, welche leicht löslich sind und sich im Blute einige Zeit unverändert erhalten; eine Anzahl geht nur in verändertem Zustande über. Zu der ersten Kategorie gehören die Eisen- und Metallsalze, welche nur bei gleichzeitiger Albuminurie mitgerissen werden, ferner Kampher, Schwefeläther, Moschus, Thëin, Theobromin, weil sie zu schnell verbrannt werden, ebenso manche Farbstoffe, wie Chlorophyll, Cochenille etc. Zu der zweiten Gruppe gehören die kohlensauren Alkalien, die bor- und chlorsauren Alkalien; Chloride, Bromkalium und Chlornatrium, sowie eine Reihe von Farbstoffen, wie Rhabarber (der Harn wird rothbraun, wie ikterisch), die Farbstoffe der Heidelbeeren, rothen Rüben und Kirschen, endlich eine Reihe von Alkaloiden, wie Chinin, Strychnin, Morphium, Curare u. s. w. Zur dritten Gruppe gehören die pflanzensauren Alkalien, die als kohlensaure Alkalien im Harn erscheinen; von den reinen Pflanzensäuren erscheint ein Theil verändert, ein anderer Theil unverändert im Harn wieder, Gerbsäure als Gallussäure, Benzoësäure als Hippursäure, Jod als Jodnatrium; gewisse Ammoniumsalze, wie Chlorammonium erscheinen im Harne als solche wieder, während Ammoniumcarbonat oder Ammoniumverbinduungen organischer Säuren die Harnstoffausscheidung vermehren (L. Feder).

Die Geschwindigkeit des Ueberganges solcher Körper in den Harn ist ausserordentlich gross: so erscheint Indigo schon nach $5^1/_2$ Minuten, Rhabarber nach 20 Minuten, eine Thatsache, die sich aus der Geschwindigkeit des Blutumlaufes (20—24 Sekunden) erklärt.

Abnorme Bestandtheile, welche im Harn auftreten können, sind:

1) Serumalbumin, welches im Harn erscheint:
   a) bei Ueberladung des Blutes mit Eiweiss,
   b) bei zu grosser Verdünnung des Blutes, wo Blutflüssigkeit auch in anderen Bezirken austritt und Oedeme bildet,
   c) bei völliger Kochsalzentziehung,
   d) am häufigsten in Folge von bedeutender Steigerung des Blutdrucks in den Nieren, indem entweder die Zufuhr an Blut bedeutend gesteigert oder die Abfuhr gehindert ist. Eigenthümlicher Weise gehen einige Eiweissarten leichter in den Harn über, als andere; so erscheint in das Blut injizirtes Hühnereiweiss stets im Harn, die gleiche Menge von Serumeiweiss nicht; ebenso leicht geht in den Harn Hämoglobin über, sobald es durch eines der bekannten Mittel aus den Blutkörperchen frei geworden ist. Zuweilen auch Globulin und Peptone.
2) Traubenzucker (scheint in Spuren auch normal vorhanden zu sein), welcher pathologisch in grösseren Mengen auftritt, und zwar:
   a) bei Diabetes mellitus; der Harn ist sehr blass, wird in grossen Mengen abgeschieden, reagirt frisch selten stark sauer, sondern neutral oder alkalisch und hat ein hohes spezifisches Gewicht von 1030—1052,
   b) nach dem Cl. Bernard'schen Zuckerstich (s. unten),
   c) nach Vergiftung mit Curare, Kohlenoxyd und Amylnitrit,
   d) nach Injektion von Traubenzucker ins Blut, doch nicht früher, als bis derselbe zu 0·6% im Blute vorhanden ist (v. Becker) (Jede Cirkulationsstörung in der Leber, die besonders Hyperämien zur Folge hat, führt Zuckerharn, Glykosurie, herbei, eine Störung, auf die einige der aufgeführten Glykosurien mit Sicherheit zurückgeführt werden können);
3) Gallensäuren und Gallenfarbstoff nur pathologisch im Icterus;
4) Leucin und Tyrosin ebenfalls nur pathologisch bei akuter gelber Leberatrophie, Typhus und Variola;
5) Allantoin, dessen Erscheinen im Harn nach Frerichs künstlich durch Athemstörungen oder durch Fütterung mit Harnsäure (Salkowski) hervorgerufen werden kann.

Gährung des Harns. Bald nachdem der Harn entleert ist und sich abkühlt, wird er trübe und lässt ein rosen- oder ziegelfarbiges Sediment fallen, das sich beim Erwärmen des Harns wieder auflöst und aus saurem harnsaurem Natron besteht, welches zuweilen auch krystallinisch in kleinen Nadeln oder den sogenannten Trommelschlägeln ausfällt (Es sind nämlich die sauren Harnsäuresalze, wie die Harnsäure selbst, in kaltem Wasser fast unlöslich). Lässt man den Harn mit diesem Bodensatz längere Zeit stehen, so geht er unter dem Einflusse eines Fermentes, das sich aus dem Blasenschleim oder den zerfallenen Epithelien entwickelt, die saure Gährung ein, der Harn wird immer saurer durch

Bildung freier Essig- und Milchsäure, während die Harnsäure aus ihrer Verbindung krystallinisch in Form der Wetzsteinkrystalle niederfällt. Daneben erscheinen häufig auch Krystalle von oxalsaurem Kalk in farblosen Oktaëdern. Bleibt der Harn in diesem Zustande noch länger stehen, so geht er die alkalische Gährung ein, indem sich der Harnstoff in kohlensaures Ammoniak umsetzt; dabei wird der Harn erst neutral, dann alkalisch unter gleichzeitiger Bildung eines Niederschlages von amorphem phosphorsaurem Kalk und phosphorsaurer Ammoniakmagnesia oder Tripelphosphat, das in rhombischen vertikalen Prismen, den Sargdeckelkrystallen, krystallisirt; daneben bildet sich noch harnsaures Ammoniak in Form der Morgensternkrystalle.

Harnsteine. Man versteht darunter alle jene Konkretionen, welche sich im Harne bilden. Ihre Bildungsstätte sind die Nieren und die Harnblase, weshalb man sie als Nierensteine und Blasensteine unterscheidet. Die Harnsteine können aus allen jenen Substanzen bestehen, welche im Harne Sedimente bilden. Sie entstehen dadurch, dass schon innerhalb der Harnwege aus bisher unbekannten Gründen sich Sedimente bilden, die durch ein Bindemittel, wahrscheinlich den Schleim, zusammenkleben, durch Anlagerung neuen Materials wachsen und eine bedeutende Grösse erreichen können. Man hat als die häufigsten Harnsteine beobachtet: 1) Harnsteine, die ganz aus Harnsäure bestehen; 2) Harnsteine aus harnsaurem Ammoniak, besonders bei Kindern; 3) Harnsteine aus oxalsaurem Kalk; 4) zusammengesetzte Harnsteine, die gleichzeitig aus mehreren Bestandtheilen entstanden sind.

Die Menge des Harns, welche in 24 Stunden abgeschieden wird — die Ausscheidung des Harns geschieht kontinuirlich — schwankt ausserordentlich nicht allein bei verschiedenen Personen, sondern auch bei ein und derselben Person je nach verschiedenen Zuständen. Aus vielen Beobachtungen ergiebt sich, dass in 24 Stunden ca. 1600—1700 Kubikc. Harn ausgeschieden werden; diese Menge kann durch Wasseraufnahme sehr vermehrt, bei Abstinenz bis auf 312 Kubikc. verringert werden. Unter gewissen pathologischen Verhältnissen, wie beim Diabetes mellitus, pflegt sie bedeutend zu steigen und ein grosses Durstgefühl hervorzurufen. Endlich kann die Harnausscheidung durch eine Reihe chemischer Körper, die sogenannten Diuretica, zu denen auch schon Harnstoff, harnsaures Natron, sowie Kochsalz zählen und zu denen noch Kali nitricum, Kali aceticum u. s. w. zu rechnen sind, erhöht werden.

Harnbereitung.

Die Thatsache, dass Harnbestandtheile, wie Harnstoff, Harnsäure u. s. w. normal im Blute vorhanden sind (s. S. 40), könnte hinreichend sein, um darzuthun, dass der Harn aus dem Blute durch die Nieren nur transsudirt, aber nicht in den Nieren gebildet wird. Doch wäre es

möglich, dass die wesentlichen Bestandtheile des Harnes, namentlich der Harnstoff in den Nieren gebildet und von dort aus in's Blut gelangt sei, während der grössere Theil des in den Nieren gebildeten Harnstoffs durch dieselben ausgeschieden worden ist. Die Entscheidung dieser Frage lässt sich auf zwei Wegen anstreben. Entweder man untersucht das Blut der Nieren-Arterien und -Venen auf ihren Harnstoffgehalt. Ist der letztere in der Arterie grösser, so lässt sich nicht wohl annehmen, dass aller Harnstoff in den Nieren gebildet wird. Oder man eliminirt die Nieren aus dem Kreislauf, indem man 1) die Ureteren unterbindet und 2) die Nieren exstirpirt (Nephrotomie) oder die Nierenarterie unterbindet. Sind die Nieren der Ort der Harnstoffbildung, so darf eine Anhäufung des Harnstoffes im Blute nicht stattfinden.

Die vergleichende Untersuchung des Blutes der Nierenarterie und -Vene hat nun ergeben, dass das Arterienblut reicher an Harnstoff ist, als das Venenblut (Picard, Gréhant), eine Beobachtung, welche also dafür sprechen würde, dass der Harnstoff der Niere zur Ausscheidung zugeführt wird.

Die Unterbindung der Ureteren lässt sich ohne besondere Verletzung bei Vögeln ausführen. Hat man dieselbe nun bei Vögeln, die keinen Harnstoff, sondern nur feste Harnsäure und harnsaure Salze abscheiden, ausgeführt, so findet man einige Stunden nach der Operation Ablagerungen von harnsauren Salzen in sehr vielen Organen, namentlich in den serösen Häuten, dem Herzbeutel, der Pleura, dem Peritonaeum u. s. w.; die Häute sehen ganz weisslich inkrustirt aus (Oppler und Zalesky). Die Ureterenunterbindung führt also zu einer bedeutenden Harnstoffansammlung im Blute, indess ist der Versuch nicht eindeutig, denn die im Blute angehäuften Harnstoffmengen können aus der Niere selbst stammen, wo sie durch Resorption in's Blut gelangt waren, ein Einwand, der freilich an Werth durch die Beobachtung verliert, dass gewisse Zeit nach der Ureterenunterbindung die Niere ihre Thätigkeit einzustellen scheint, wenigstens findet man um diese Zeit im Harn keinen Harnstoff mehr sondern viel Kreatin (Loebell). Nach der Nephrotomie ist der Harnstoff im Blute vermehrt und zwar um so mehr, je später nach der Operation das Blut untersucht wird, wie folgende Zahlen aus Gréhant's Versuchen zeigen:

Vor der Operation	0·088 %	Harnstoff im Blute
3 Stunden nach derselben . .	0·093 %	„ „ „
21 „ „ „ . .	0·251 %	„ „ „
27 „ „ „ . .	0·276 %	„ „ „

Gleiche Resultate hatten schon vorher unter Anderen namentlich Voit und Meissner in ihren Versuchen erzielt. Es kann indess in der

That vorkommen, dass bei Hunden eine Vermehrung des Harnstoffes im Blute nach der Nephrotomie nicht nachweisbar ist; in diesen Fällen ist der Harnstoff durch den Darm ausgeschieden worden, wo er schnell durch das Erbrechen und die Diarrhöe, die er selbst hervorruft, fortgeschafft wird (Cl. Bernard und Barreswil). Es erscheint demnach gewiss, dass der Harnstoff nicht in den Nieren bereitet, sondern durch dieselben nur abgeschieden wird.

Was den Ort der Harnstoffbildung im Körper betrifft, so entsteht der Harnstoff überall in den Geweben nach Maassgabe der in ihnen stattfindenden Eiweisszersetzung (Voit).

Filtration des Harns. In eine Malpighi'sche Kapsel, den Anfang der Harnkanälchen, tritt als Vas afferens ein Aestchen der Art. renalis und bildet in derselben ein sog. Wundernetz, ein Netz kleinster Gefässchen, Glomerulus. Dieselben sammeln sich wieder und verlassen als Vas efferens, dessen Durchmesser geringer ist, als der des V. afferens, den Knäuel, um sich in ein Kapiliarnetz aufzulösen, das die Harnkanälchen mit feinen Maschen umspinnt und dann in die Venen übergeht. Der grosse Widerstand, den das enge Vas efferens dem Blutstrom bietet, bedingt einen hohen Druck in den Gefässen des Glomerulus, der höher ist, als der Druck in dem zweiten Kapillarnetze, sowie in jedem anderen Kapillarsysteme.

Die ganze Gefässanordnung mit ihrem hohen Druck und der vergrösserten Oberfläche legt den Gedanken nahe, dass es sich hier wesentlich um Filtration handle, eine Ansicht, welche zuerst von C. Ludwig ausgesprochen und durch viele Untersuchungen gestützt worden ist.

Die Harnausscheidung als Filtrationsvorgang betrachtet verlangt, dass die Grösse der Ausscheidung mit dem Steigen und Sinken des Blutdrucks zu- und abnehme. Die folgenden Zahlen sprechen in der That dafür (Goll, Cl. Bernard):

	Harnmenge während 30 Min.	bei einem Druck in der Art. carotis von
nach Durchschneidung der N. vagi	10·23 Kubikc.	129·2 Hg.
bei Reizung	2·36 „	105·7 „
ohne „	7·22 „	126·6 „

Herabsetzung des Blutdrucks durch Blutentziehung:

		bei einem Druck in der Carotis von
Normal während 30 Min entleert	61·23 / 47·50 Kubikc.	139·3 Mm. Hg.
480 Grm. Blut entzogen . . .	2·86	57·0 „ „
473 „ „ injizirt	19·34	121·0 „ „

Steigt die Blutdruckerhöhung über eine gewisse Grenze, so tritt Eiweiss im Harn auf. Lokale Blutdrucksteigerungen und -Herabsetzungen

durch Reizung der Nierennerven lassen ebenfalls die Harnausscheidung zu- oder abnehmen. So scheint alles dafür zu sprechen, dass die Harnbildung ein reiner Filtrationsakt sei, indem Bestandtheile des Blutes durch die Nieren, wie durch ein Filter filtrirt werden. Gegen diese Auffassung der Harnbildung als eines reinen Filtrationsaktes sprechen aber folgende Gründe:

1) findet bei der Harnbildung eine Auswahl der Stoffe statt, welche durch das Filter gehen, sodass das Filtrat gegen die Mutterflüssigkeit nicht allein quantitativ, sondern auch qualitativ verschieden ist, was bei Filtrationen niemals der Fall ist;
2) ist in dem hypothetischen Filtrate, dem Harn, ein Bestandtheil, nämlich der Harnstoff in viel grösserer Menge vorhanden, als im Blute, was bei Filtrationen niemals vorkommt (der Harnstoffgehalt des Blutes ist noch nicht $0 \cdot 1\,^0/_0$, der des Harns bei 35 Grm. täglicher Ausscheidung und 1700 Kubikc. Wasser ca. $2\,^0/_0$);
3) versiegt die Harnabsonderung nach Unterbindung der Nierenvene trotz der folgenden Blutdrucksteigerung.

Es müssen daher noch andere Kräfte bei der Harnbildung thätig sein, worüber der folgende Abschnit, Aufschluss zu geben versuchen wird.

Betheiligung der einzelnen Abschnitte der Harnkanälchen an der Harnausscheidung.

In konsequenter Ausbildung seiner Filtrationslehre hatte Ludwig [1] die Hypothese aufgestellt, dass in Folge des hohen Druckes in den Glomerulis schon ein zwar verdünnter, aber alle Bestandtheile enthaltender Harn abgeschieden werde, welcher auf dem Wege durch die gewundenen Harnkanälchen sich stärker durch Wasserabgabe an das durch seine Transsudation in den Glomerulis selbst konzentrirter gewordene Blut konzentrire. Dem gegenüber behauptete Bowman,[2] dass in den Glomerulis nur das Harnwasser und auf dem Wege durch die gewundenen Kanälchen vermittelst deren Epithelien die festen Bestandtheile des Harnes abgeschieden werden. Die Entscheidung hierüber wird durch die folgenden Versuche angebahnt: R. Heidenhain injizirte nach dem Vorgange von Chrzonszczevsky in das Blut eines lebenden Kaninchens reines indigschwefelsaures Natron. Nach einiger Zeit, sobald der ausgeschiedene Harn durch den blauen Farbstoff blau geworden ist, wird das Thier getödtet und werden die Blutgefässe der Niere mit einer Flüssigkeit, welche jenen Farbstoff fixirt,

[1] C. Ludwig. Wagner's Handwörterbuch d. Physiologie II. 1844.
[2] W. Bowman. Philos. Transact. I. 1842.

ausgespült und feine Schnitte durch die Niere gemacht. Man findet den Farbstoff ausschliesslich in den Harnkanälchen, dagegen niemals eine Spur desselben in den MALPIGHI'schen Kapseln. Die Harnkanälchen selbst sind aber in verschiedener Weise mit ihrem blauen Inhalte erfüllt, denn nur in den gewundenen Röhrchen sind die Epithelien blau gefärbt, während in den geraden Röhrchen der Farbstoff mitten in dem Lumen liegt, ohne dass die Epithelien irgend eine Färbung wahrnehmen lassen; d. h. aber offenbar nichts anderes, als dass der blaue Farbstoff ausschliesslich durch die Epithelien in den Tubulis contortis aus dem Blute ausgeschieden worden ist, während er in die geraden Kanälchen nur mechanisch aus jenen durch das Harnwasser fortgespült und durch die fixirende Flüssigkeit dort festgehalten worden ist. Ebensowenig wird aber in den Gefässknäueln etwas von dem blauen Farbstoff ausgeschieden, vielmehr wird hier wahrscheinlich nur das Harnwasser entleert, welches den in den gewundenen Kanälchen abgeschiedenen Farbstoff nach den geraden mit fortgeschwemmt hat. Dass die Wasserausscheidung in der That in den Glomerulis, was hier noch nicht bewiesen ist, stattfindet, sowie einen weiteren Beweis für die absondernde Thätigkeit der Epithelien in den gewundenen Kanälchen, giebt folgender Versuch. HEIDENHAIN legte an einem lebenden Thiere vom Rücken her die Niere bloss und ätzte eine kleine Stelle ihrer Rinde mit Höllenstein so tief, dass voraussichtlich einige Reihen der Kapseln zerstört waren. Die Wunde wurde wieder geschlossen und dem Thiere zwei Tage danach indigschwefelsaures Natron injizirt. Bei Untersuchung der Niere fand sich, dass, während die ausserhalb des Aetzbezirkes gelegenen Theile sich vollkommen normal verhielten, unterhalb des Aetzstreifens nur der Rest der Rinde sich ein wenig gebläut hatte, während die Pyramide vollkommen frei war. In dem Reste der Rinde liegen aber die gewundenen Kanälchen, deren Epithel gebläut, durch die also Farbstoff ausgetreten ist, während in der Pyramide die geraden Kanälchen liegen, welche frei von Farbstoff sind, offenbar weil die zu diesem Bezirk gehörenden MALPIGHI'schen Kapseln zerstört sind, die Wasserausscheidung und damit die Fortschwemmung des Farbstoffes aus den gewundenen in die geraden Kanälchen unmöglich geworden ist. Es kann also, unabhängig von der Ausscheidung des Wassers in den MALPIGHI'schen Knäueln der Farbstoff allein in den gewundenen Kanälchen das Blut verlassen.

Diese Ansicht lässt sich noch durch einen weiteren Versuch stützen, nämlich dadurch, dass auch nach Aufhören der Harnausscheidung injizirter blauer Farbstoff durch die Epithelien der gewundenen Kanälchen aus dem Blute abgeschieden wird. Die Harnausscheidung bleibt aus: 1) nach Trennung des Halsmarks von der Med. oblongata (ECKHARD), und 2) nach Unterbindung des Ureters (LOEBELL). Nach Ausführung dieser Operation

zeigten die Nieren dasselbe Bild im Ganzen, wie jene durch Höllenstein geätzten Nierenbezirke: ausschliessliche und geringere Bläuung in den gewundenen Kanälchen.

Um analog zu dem blauen Farbstoff spezifische Harnbestandtheile auf ihrem Wege durch die Nieren zu verfolgen, machte Heidenhain Injektionen von harnsauren Salzen möglichster Konzentration ins Blut und fand das Salz in reichlichster Menge in allen Abtheilungen der Harnkanälchen, und zwar in den gewundenen in der Gestalt feinkörniger Niederschläge, die die Lichtung mehr oder weniger erfüllen, in den geraden Kanälchen in der Form grosser starkglänzender Konkremente, deren ein einzelnes die ganze Breite des Röhrchens ausfüllen kann; die Kapseln also sind vollkommen frei. Heidenhain schliesst, dass das Salz nicht in den Kapseln, sondern in den Kanälchen und zwar, ähnlich wie der blaue Farbstoff, in den gewundenen Kanälchen abgeschieden worden ist, worauf auch die Grösse der Konkremente hinweist. Ein weiterer Beweis hierfür liesse sich durch Versuche, ähnlich den obigen, führen, wenn man das Salz nach sistirter Harnausscheidung dem Blute einverleibt, doch wird durch die Injektion von Harnstoff oder von harnsauren Salzen die nach der Durchschneidung des Markes sistirte Nierenthätigkait von Neuem angeregt uud eine lebhafte Harnausscheidung eingeleitet, weshalb diese Versuchsreihe aufgegeben werden musste. Eine Basis für Heidenhain's Ansicht bilden auch die Beobachtungen von v. Wittich, der schon früher gesehen hat, dass die Epithelien der gewundenen Harnkanälchen der Vogelniere mit Harnsäurekrystallen vollständig erfüllt sind.

Aus allen diesen Beobachtungen kann man folgern, dass die wesentlichen Bestandtheile des Harns, wie Harnstoff u. s. w. in den gewundenen Kanälchen durch aktive Thätigkeit ihrer Epithelzellen aus dem Blute abgeschieden und durch den Wasserstrom, welcher aus den Anfängen der Harnkanälchen, den Glomerulis kommt, fortgespült werden. Dieser Wasserstrom, in dem sich noch die anorganischen Bestandtheile des Harns befinden, mag seine Entstehung den Filtrationseinrichtungen innerhalb der Glomeruli verdanken, sodass seine Mächtigkeit durch den jeweiligen Blutdruck in der Niere regulirt werden würde. Aber jener Versuch, in welchem nach Unterbindung der Nierenvene trotz Steigerung des Blutdruckes der Harnstrom versiegt, zwingt zu der Annahme, dass es nicht sowohl der Blutdruck, als vielmehr die Geschwindigkeit des Blutstromes ist, welche den Harnfluss beherrscht. Doch reicht auch diese Annahme noch nicht aus, um alle Erscheinungen der Harnabsonderung zu erklären: so z. B. steigt die Harnabsonderung nach reichlichem Genusse von Wasser, obgleich Druck und Geschwindigkeit kaum verändert werden. Daher nimmt Heidenhain an, dass die Wasserabsonderung in

der Niere auf einer „aktiven Thätigkeit der Knäuelgefässe beruht, deren Maass durch die Menge des in der Zeiteinheit sie tränkenden Blutes bestimmt wird."

Gewisse Substanzen, wie Harnstoff, harnsaure Salze, salpetersaures Kali u. a. rufen eine gesteigerte Harnabsonderung hervor, selbst wenn die letztere durch Halsmarkdurchschneidung völlig sistirt war. Man nennt die Körper „harnfähige" Substanzen. Der Wasserstrom, der unter diesen Bedingungen aus den Nieren kommt, nimmt seinen Weg, wenigstens zum Theile, durch die Epethelien der gewundenen Kanälchen (M. Nussbaum).

Es ist wahrscheinlich, dass die Epithelzellen der gewundenen Harnkanälchen den Harnstoff vermöge einer Affinität zu demselben aus dem Blute an sich ziehen, welcher durch den von dem Malpighi'schen Knäuel ankommenden Wasserstrom mit fortgeschwemmt wird. Die Menge des so fortgeschwemmten Harnstoffes wird neben anderen Faktoren (Menge des Harnstoffes im Blute u. s. w.) abhängig sein von der Mächtigkeit des Wasserstromes. Unerklärt muss dagegen bleiben, durch welche Kraft der in der Zelle aufgespeicherte Harnstoff aus denselben wieder ausgelaugt wird. Gegen diese Auffassung spricht nicht die Thatsache, dass man im Nierengewebe selbst stets nur Spuren von Harnstoff findet, denn auch in dem Lebergewebe sind nur Spuren von Gallenbestandtheilen aufzufinden, weil wahrscheinlich die spezifischen Substanzen von den Zellen fortwährend den abführenden Wegen übergeben werden (Voit).

Einfluss des Nervensystems auf die Harnbereitung. Ein direkter Einfluss des Nervensystems konnte bisher nicht ausfindig gemacht werden, doch weisen auch hier verschiedene Erscheinungen auf einen Nerveneinfluss hin; so giebt es Gemüthsaffekte, bei denen plötzlich viel und dünner Harn entleert wird, wie z. B. bei hysterischen Anfällen (Urina hysterica) u. s. w.

Wird der N. splanchnicus durchschnitten, so tritt Polyurie ein; Reizung des peripheren Endes hat den entgegengesetzten Erfolg: Verminderung bis Stillstand der Harnausscheidung. Die Erklärung hierfür liegt darin, dass der N. splanchnicus Gefässnerv der Niere ist, und dass durch ihn der Blutdruck und die Stromgeschwindigkeit verändert werden können (Cl. Bernard). Wie die Reizung des N. splanchnicus, so bewirkt auch die Reizung des Rückenmarkes Stillstand der Harnabsonderung in Folge der Verengerung der Arteria renalis.

Bei der „Piqûre", dem Diabetes-Stich, welcher in der Verletzung einer bestimmten Stelle auf dem Boden des 4. Ventrikels (Spitze des Calamus scriptorius) besteht, hat schon Cl. Bernard mit dem Zucker im Harn auch Polyurie auftreten sehen. Man war der Ansicht, dass es sich hier um dieselben Nervenfasern handle, wie bei der Polyurie nach Durchschneidung des N. splanchnicus, doch trifft das nicht zu, denn die Polyurie nach Durchschneidung des N. splanchnicus kann durch die Piqûre noch vermehrt werden. Durchschneidung des Rückenmarkes vermag die Polyurie aufzuheben, erst die Durchschneidung unterhalb des 12. Rückenwirbels

ist ohne Einfluss auf die Polyurie, es müssen also jene Fasern aus der Medulla oblong. im Rückenmark verlaufend in der Höhe des 12. Rückenwirbels aus dem Marke sämmtlich wieder ausgetreten sein. Ist das Halsmark durchschnitten, so hat selbstverständlich der darauf folgende Diabetes-Stich keinen Einfluss auf die Nierenthätigkeit.

Nach Durchschneidung des Halsmarks hört die vorher normale Harnausscheidung vollkommen auf (Eckhard). Da die vasomotorischen Nerven besonders der Unterleibsorgane, deren Centrum in der Med. oblongata liegt, im Rückenmark heruntersteigen und erst im Brustmark zu den Unterleibsorganen wieder austreten, so handelt es sich hier offenbar um die Lähmung der vasomotorischen Nerven, obgleich jetzt ihre Lähmung den entgegengesetzten Erfolg auf die Harnausscheidung hat; aber in dem obigen Falle führt die lokale Lähmung zu einer Blutdrucksteigerung und Strombeschleunigung in den Nieren selbst, worauf Polyurie folgt; in dem zweiten Falle folgt auf die Lähmung einer sehr grossen Gefässbahn, zum wenigsten sämmtlicher Unterleibsorgane, ein sehr bedeutendes Sinken des allgemeinen Blutdrucks, also auch des Druckes und der Stromgeschwindigkeit in der Nierenarterie, und die nothwendige Folge davon muss ein Aufhören der Harnausscheidung sein.

Da nach Injektion von Strychnin in das Blut allgemeine Gefässverengerung mit Steigerung des Aortendruckes eintritt, so war zu erwarten, dass um diese Zeit die Harnabsonderung stocken, nach Durchschneidung ihrer Nerven wieder auftreten würde. Allein auch in letzterem Falle stockt die Absonderung vollständig, so lange der Druck noch gesteigert ist. Es scheint, dass Strychnin direkt die Gefässnerven beeinflusst. Aehnlich verhält es sich mit der Digitalis, deren harntreibende Wirkung erst auftritt, wenn der Aortendruck sinkt und die Gefässe sich wieder erweitern (Grützner).

Bei nicht lethalen Kohlenoxydvergiftungen hat man ebenfalls Polyurie auftreten sehen und das Resultat auch bei Thieren, die man abwechselnd Kohlenoxyd und Luft hat athmen lassen, bestätigen können. War vorher das Halsmark durchschnitten, so blieb die Polyurie aus, sodass es scheint, als könnte es sich hier um den Einfluss derselben Nervenfasern handeln, wie bei der Piqûre.

Die Austreibung des Harns aus der Niere geschieht offenbar durch den nachdringenden Harn, die vis a tergo des Blutdruckes, denn nach Unterbindung der Ureteren schwellen die Nierenkelche und die Nieren selbst sehr an, bis die Ausscheidung schliesslich ganz aufhört, wenn der Druck des Harns in den Ureteren eine Höhe von 40 Mm. Hg. erreicht hat (M. Hermann), Zustände, die pathologisch bei Anwesenheit von Harnsteinen im Ureter oder während der Schwangerschaft auftreten können.

Sobald der Harn in den Ureter gelangt ist, wird er durch die peristaltischen Bewegungen desselben, die 6—12 Mal in der Minute wiederkehren, und deren eine jede $^1/_3$ Sekunde bedarf, um ihren Weg von dem

Nierenbecken bis zur Harnblase zurückzulegen, in die Harnblase befördert (Donders); je lebhafter die Harnausscheidung ist, um so rascher folgen die peristaltischen Kontraktionen der Ureteren auf einander, sodass der Harn selbst als Reiz zu wirken scheint. Zu den Ureteren, die aus einer mittleren Muskelhaut, deren innere Fläche mit einem geschichteten Pflasterepithel bedeckt ist, und einer Adventitia bestehen, treten Nerven aus dem Plex. renalis und dem sympathischen Blasenplexus. Ganglienzellen finden sich beim Kaninchen nur im untersten Theile des Ureter, in einer Ausdehnung von 40 Mm. von der Blase aufwärts (Engelmann).

Schnitt Engelmann ein ganglienfreies Stück des Ureter heraus und reizte dasselbe, so sah er eine peristaltische Welle ablaufen, woraus er schliesst, dass hier eine Uebertragung des Reizes ohne Ganglien, von Muskel- zu Muskelfaser stattfinden könne.

Ist der Harn in die Blase gelangt, so sammelt er sich hier so lange an, bis er die Elastizität der Umgebung des Orificium internum vesicae überwunden hat, worauf er ausfliesst. Bei Wassereintreibungen in die Harnblase von Leichen hört dieser Verschluss schon viel früher auf. Dasselbe zeigt der folgende Versuch am Thiere: bei einem lebenden Hunde kann man die Blase mit Wasser bis zu 120 Centim. Wasserhöhe anfüllen, bei dem todten Hunde nur bis zu 18—20 Centim. Willkürlich wird die Blase durch die Thätigkeit des Sphincter vesicae geschlossen erhalten, ein Schluss, der aufhört, wenn man die zur Blase tretenden Nerven:

1) Nervenzweige, die aus dem 3., 4. und 5. Sacralnerven, und
2) solche, die aus dem Plex. mesentericus posterior stammen und sich mit dem ersteren verbinden, durchschneidet.

Beim Nachlassen der Thätigkeit des Sphincter wird der Harn ausgetrieben und zwar durch den Detrusor urinae, der das Orificium urethrae öffnet und auf den Blaseninhalt drückt. Ohne dass die Blase sehr voll ist, kann sie willkürlich entleert werden; wahrscheinlich durch die Thätigkeit des Detrusor urinae. Die letzten Portionen des Harns am Ende einer Harnentleerung werden stossweisse aus der Harnröhre durch den M. bulbo-cavernosus entleert, welcher dabei die Wurzel der Harnröhre komprimirt.

Das Centrum für den Blasenverschluss liegt in der Höhe der Zwischenwirbelscheibe zwischen dem 6. und 7. Brustwirbel; durchschneidet man das Rückenmark unterhalb dieser Stelle, so hört der Blasenverschluss auf; durchschneidet man es aber oberhalb, so wird der Blasenverschluss noch fester, also muss vom Gehirn aus eine Hemmung auf die Thätigkeit dieses Centrums im Rückenmark ausgeübt werden (Heidenhain und Kolberg). Budge sah auf Reizung der Pedunculi cerebri den M. detrusor urinae in Thätigkeit gerathen; es scheint, dass die zu diesem

Muskel führenden Nerven hoch hinauf in's Gehirn aufsteigen, ein Verhalten, das auch der Fähigkeit, den Harn willkürlich entleeren zu können, vollkommen entspricht. Die beiden Muskeln bestehen, obgleich sie willkürliche Muskeln sind, aus glatten Muskelfasern.

2. Der Schweiss.

Der Schweiss ist das Ausscheidungsprodukt der tubulösen Schweissdrüsen, deren Tubuli knäuelförmig zusammengewunden im Unterhautbindegewebe liegen, und die durch einen korkzieherartig gewundenen, die Cutis und das Epithel durchsetzenden Ausführungsgang den Schweiss auf die Hautoberfläche entleeren.

Physikalische und chemische Beschaffenheit. Der Schweiss des Menschen ist eine klare, farblose Flüssigkeit von eigenthümlichem Geruch, salzigem Geschmack und stets saurer Reaktion, während er bei Pferden und Katzen stets alkalisch reagirt (Luchsinger). Der Schweiss enthält neben Epithelien und Epidermisschuppen: 1) Harnstoff; 2) Neutralfett; 3) flüchtige Fettsäuren: Ameisen-, Butter- und Propionsäure, denen er seinen eigenthümlichen Geruch verdankt; 4) anorganische Salze, darunter Chlornatrium, Chlorkalium, phosphorsaure und schwefelsaure Alkalien, phosphorsaure Erden und Eisenoxyd; 5) Wasser; letzteres zu 97 %, also nur 3 % feste Bestandtheile, darunter den Harnstoff zu 0·1 %

Abnorme und zufällige Bestandtheile. 1) Ammoniaksalze, die sich erst bei der Einwirkung der Luft auf den Schweiss zu bilden scheinen (v. Gorup-Besanez); 2) die Schweisssäure, eine stickstoffhaltige, nicht näher gekannte Säure; 3) eigenthümliche, verschieden gefärbte Pigmente. Pathologisch treten auf: 1) Traubenzucker bei Diabetes mellitus; 2) Gallenfarbstoffe bei Icterus; 3) Harnsäure und Albumin. In den Magen eingeführt erscheinen im Schweiss wieder: 1) Chinin nur schwer; 2) Bernsteinsäure, Benzoësäure, Wein- und Zimmetsäure sehr leicht; 3) Jodkalium, das in Speichel und Harn sehr schnell übergeht, erst nach 5 Tagen bei täglich ½ Drachme.

Bedingung der Ausscheidung. Durch Verdunstung des Schweisses auf der Haut wird täglich eine nicht unbeträchtliche Wassermenge aus dem Blute entfernt. Die Ausscheidung des Schweisses und namentlich seine Ansammlung auf der Haut geschieht nicht kontinuirlich, sondern nur unter gewissen Bedingungen, die sich in den Satz zusammenfassen lassen, dass alle die Bedingungen schweisstreibend wirken, welche mehr Wasser, als verdunsten kann, aus dem Blute in die Hautoberfläche austreiben. Dieser Fall kann offenbar eintreten in Folge von:

1) grösserer Wasserausscheidung durch die Haut, namentlich nach reichlicher Zufuhr besonders warmer Getränke;

2) Behinderung der Verdunstung und zwar:
   a) nach Umhüllung mit wollenen Geweben,
   b) bei Uebersättigung der Luft mit Wasserdämpfen z. B. im hohen Sommer, woher auch das Gefühl von „Schwüle" rührt.

Schweiss- und Harnausscheidung stehen zu einander in einem gewissen Antagónismus: die Vermehrung der Wasserausscheidung an der einen Stelle vermindert die Ausscheidung an der anderen.

Hierzu gesellt sich noch die Wasserausscheidung durch den Darm, die zu jenen beiden Ausscheidungen in eben solchem antagonistischen Verhältnisse steht, daher hört bei Cholera die Harnausscheidung fast vollständig auf, und kann umgekehrt, wenn in Folge von Nierenkrankheiten die Nierenthätigkeit darnieder liegt, das Blut durch künstlich eingeleitete vermehrte Darm- und Schweissausscheidung von seinem Ueberschuss an Wasser befreit werden. Unter diesen Umständen können auch durch die Darmwand Harnstoff und harnsaures Salz ausgeschieden werden (s. oben S. 128).

Die Menge des in 24 Stunden ausgeschiedenen Schweisses muss demnach ausserordentlich verschieden sein und lässt sich nicht in Zahlen angeben.

Nerveneinfluss. Man kannte schon früher eine Reihe von Erscheinungen, namentlich pathologische, welche auf einen Nerveneinfluss bei der Schweissabsonderung hinwiesen, so z. B. den einseitigen Schweiss am Halse von Pferden, deren Halssympathicus durchschnitten worden war (Dupuy). Erst in neuerer Zeit ist es gelungen, nachzuweissen, dass die Absonderung des Schweisses unter direktem Nerveneinfluss, ähnlich wie bei den Speicheldrüsen, geschieht. Luchsinger hat gefunden, dass auf Reizung des N. ischiadicus junger Katzen Schweiss ausgeschieden wird. Wird der Versuch 1/2 Stunde lang fortgesetzt, so tritt immer neuer Schweiss auf, wenn man den schon gebildeten wieder abwischt; es kann sich dabei offenbar nicht um schon gebildetes Exkret handeln, das nur durch die Zusammenziehung der glatten Muskeln ausgepresst würde. Der Versuch gelingt auch am amputirten Beine 15—20 Minuten nach der Amputation. Brachte derselbe Autor ein Kätzchen, nachdem er demselben den einen N. ischiadicus durchschnitten hatte, in einen stark erwärmten Raum, so schwitzten sehr bald alle Pfoten mit Ausnahme der einen, deren Nerv durchschnitten war, welche selbst dann nicht schwitzte, als noch die abführende Vene, um den Blutgehalt der Pfote auf's Aeusserste zu treiben, unterbunden wurde.

Die Schweissnerven für die hinteren Extremitäten der Katze verlaufen im N. ischiadicus und treten in den Bauchstrang des Sympathicus ein, durch dessen Rami communicantes sie in die vorderen Wurzeln des oberen Theiles des Lenden- und des unteren Theiles (9.—13. Brustwirbel) des Rückenmarkes gelangen, wo sich auch das Centrum für die Schweisssekretion der Hinterpfoten befindet. Für die Vorderpfoten kommen die

Sekretionsnerven ebenfalls aus dem Sympathicus, durch den sie in das Rückenmark gelangen und zwar innerhalb der IV. Dorsalwurzel (Nawrocki). Wiewohl der Haupttheil der Schweissnerven das Rückenmark auf sympathischen Bahnen verlässt, so scheinen einzelne Zweige auch direkt auf spinaler Bahn zur Peripherie zu ziehen.

Das Schweisscentrum kann in Erregung versetzt werden direkt: 1) durch Erstickungsblut; 2) durch überhitztes (45°) Blut; 3) durch Nicotin, Pilokarpin, Strychnin und Pikrotoxin; reflektorisch durch Reizung des N. ischiadicus der anderen, sowie durch Reizung des N. peronaeus und cruralis derselben Seite, doch ist das Resultat der reflektorischen Reizung sehr inkonstant (Luchsinger); endlich vom Grosshirn aus (Angstschweiss).

Unter den Giften lähmt Atropin die Thätigkeit der Schweissdrüsen, Pilokarpin und Muskarin regen sie an; Chloroform, Aether und Chloral sind unschädlich, während Morphium in grosser Dosis die Erregbarkeit wesentlich herabsetzt.

Viertes Kapitel.

Die Einnahmen des Blutes an flüssigen Bestandtheilen.

Der Verlust, den das Blut durch seine Ausgaben erleidet, wird dadurch ersetzt, dass demselben solche Substanzen zugeführt werden, welche geeignet sind, Blutbestandtheile zu werden. Diese Substanzen nennt man „Nahrungsstoffe". Zu ihnen gehört vorzüglich das Eiweiss, der Zucker, das Fett, die Salze und das Wasser. Die Nahrungsstoffe kommen aber in der Natur nur selten als solche vor, sondern sie erscheinen in komplizirterer Form in den Getränken und den Nahrungsmitteln. Die Nahrungsmittel sind aber grösstentheils fest, also in einem solchen Zustande, dass sie in das Blut nicht aufgenommen werden können. Sie müssen deshalb für die Aufnahme in das Blut vorbereitet resp. in flüssige Form gebracht werden, eine Veränderung, welche sie durch die Verdauung im Digestionskanal erfahren. Nur insoweit die Nahrungsmittel in diesen veränderten Aggregatzustand übergehen können, werden sie in's Blut aufgenommen, während ihre unlöslichen Theile das Darmrohr in den Exkrementen wieder verlassen.

Der Mensch wird zur Aufnahme von Nahrung und Getränken bestimmt durch eigenthümliche Empfindungen, welche man Hunger und Durst nennt.

(Ferner werden in diesem Kapitel die Einnahmen betrachtet, welche dem Blute als Lymphe zufliessen.)

§ 1. Die Verdauung.

Die Verdauung theilt man ein in die Chemie und Mechanik der Verdauung. Die Chemie der Verdauung behandelt den schon oben berührten Vorgang der Ueberführung von festen Nahrungsmitteln in den flüssigen Zustand und zwar durch die Sekrete der Verdauungsdrüsen, die

Verdauungssäfte. — Die Nahrungsmittel besitzen Bestandtheile, welche entweder in Wasser löslich oder darin unlöslich sind. Beide Arten können im Verdauungskanal durch die wasserreichen alkalischen und sauren Verdauungssäfte gelöst werden, wobei einzelne von ihnen durch die in den Säften vorhandenen Fermente in besondere, lösliche Modifikationen verwandelt werden.

Die mechanischen Vorgänge bestehen darin, dass der Inhalt des Verdauungskanals durch die Thätigkeit seiner kontraktilen Wandungen in demselben fortbewegt und möglichst allseitig mit den Verdauungssäften in Berührung gebracht wird.

I. Chemie der Verdauung.[1]

Verdauung in der Mundhöhle.

Die Speisen werden in der Mundhöhle, nachdem sie von den Zähnen zerkleinert worden sind, durch die alkalische Mund- oder Speichelflüssigkeit eingespeichelt, wobei die löslichen Bestandtheile sich verflüssigen, und der ganze Inhalt zu einem Brei umgewandelt wird, der leicht zum Bissen geformt durch den Schlingakt weiter befördert werden kann. Wie wichtig dieser mechanische Einfluss des Mundsaftes ist, geht aus der Thatsache hervor, dass der Schlingakt sehr erschwert ist, wenn man durch Unterbindung der Ausführungsgänge der Speicheldrüsen den Speichel der Verdauung entzieht: Pferde, welche bei normaler Einspeichelung 14 Minuten zum Verschlucken einer bestimmten Futtermenge brauchten, bedurften nach jener Operation 22 Minuten, um die gleiche Futtermenge zu verschlingen (Magendie).

Von weit grösserer Bedeutung ist aber die chemische Wirkung des Mundsaftes, welcher Stärke in Dextrin und Zucker umwandelt (Leuchs). Das wirksame Prinzip des Mundsaftes ist das „Ptyalin“, ein diastatisches Ferment, das in Wasser leicht löslich ist und verdauend wirkt, sowohl in neutraler, wie in schwach saurer und schwach alkalischer Lösung, am raschesten bei ca. 40° C. Rohe Stärke wird viel schwerer umgesetzt, als gekochte Stärke (Stärkekleister), weil durch das Kochen der eigentliche Nahrungsstoff, die Stärkegranulose, welche von der Stärkecellulose eingeschlossen ist, aus seiner Hülle befreit, der Einwirkung des Speichels zugänglicher geworden ist. Bei dem kurzen Aufenthalt, den die Speisen indess in der Mundhöhle haben, sind die in Zucker verwandelten Stärkemengen nur geringe.

[1] Vgl. Frerichs Artikel „Verdauung“ in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie Bd. III, 1846. Kühne, Lehrbuch der physiologischen Chemie. Leipzig 1868. R. Maly, „Verdauung“ in Hermann's Handbuch d. Physiologie Bd. V. 1880.

Der Rohrzucker, sowie die Eiweisse und Fette werden durch den Mundsaft nicht verändert.

Lässt man Speichel auf Stärkekleister einwirken, so verflüssigt sich der Kleister nach kurzer Zeit vollständig: es hat sich zunächst lösliche Stärke (Amidulin) gebildet, welche sich mit Jod ebenfalls noch blau färbt (O. Nasse). Weiterhin färbt sich die Flüssigkeit mit Jod nicht mehr blau, sondern roth, eine Reaktion, die auf die Bildung von Dextrin hinweist und zwar ist es Erythrodextrin. Kurz danach verschwindet diese Farbenreaktion, doch giebt Alkohol noch eine Fällung von Dextrin, das ist Achroodextrin, jene zweite Art von Dextrin, das sich mit Jod nicht mehr färbt (E. Brücke). Daneben findet sich jetzt in der Flüssigkeit reichlich Zucker, welcher sich aus dem Erythrodextrin gebildet hat, während das Achroodextrin unverändert bleibt (Musculus). Der Zucker, welcher sich hier bildet, soll wesentlich Malzzucker (Maltose) sein, daneben nur wenig Traubenzucker (Musculus u. v. Mering).

Magenverdauung.

Die Speisen, welche in Form von einzelnen Bissen durch die Speiseröhre in den Magen gelangen, kommen hier mit dem sauren Magensafte in Berührung. Seine Wirkung besteht darin, dass er sämmtliche Eiweisskörper, sowohl wenn sie gelöst, als wenn sie in geronnenem Zustande in den Magen gelangen, verhältnissmässig rasch in eine leicht lösliche Modifikation überzuführen vermag (Eberle, Wasmann), welche „Peptone" genannt werden (Lehmann). Die Peptone unterscheiden sich von den Eiweisskörpern dadurch, dass sie: 1) in Wasser leicht löslich sind; 2) ein viel grösseres Diffusionsvermögen besitzen, als jene (Funke); und 3) durch die Fällungsmittel der Eiweisse, Hitze, Mineralsäuren, Metallsalze etc. nicht gefällt werden. Sie werden nur gefällt durch Tannin, Sublimat, neutrales und basisch essigsaures Bleioxyd und in stark konzentrirter Lösung durch absoluten Alkohol. Mit Kali und verdünntem Kupferoxyd färben sie sich purpurroth (Biuretreaktion), mit Millon's Reagens roth und mit Salpetersäure geben sie die Xanthoproteïnreaktion.

Wenn man Eiweisskörper der Verdauung durch den sauren Magensaft unterwirft, so werden vorerst eine Anzahl von Zwischenstufen durchlaufen, bevor es zur Bildung des Peptons kommt. Zunächst bildet sich Syntonin, welches gleich in Antialbumose und Hemialbumose zerfällt. Von diesen beiden Körpern ist die Hemialbumose am besten studirt: dieselbe ist unlöslich in kaltem Wasser, löslich in heissem Wasser, in verdünnten Säuren und Alkalien und in NaCl von 10%. Aus ihren Lösungen wird sie nicht gefällt durch die Siedhitze, dagegen gefällt durch Salpetersäure, durch Essigsäure + konzentrirte Kochsalzlösung und Essigsäure + Ferrocyankalium. Die Coagula der ersten beiden Fällungsmittel lösen sich in der Hitze auf, um beim Erkalten wieder zu erscheinen. Wie Pepton giebt die Hemialbumose die Biuretreaktion. Bei weiterer Verdauung gehen die Anti- und Hemialbumose in das Anti- und Hemipepton über, womit die Magenverdauung durchaus

beendet ist. Antipepton und Hemipepton unterscheiden sich dadurch von einander, dass das erstere durch Trypsin nicht weiter verändert wird, während das letztere in Leucin und Tyrosin zerfällt (Kühne).

Die Peptone stimmen ihrer elementaren Zusammensetzung nach mit den Eiweisskörpern vollkommen überein. Nach Hoppe-Seyler verhalten sich jene zu diesen wie die Hydrate zu den Anhydriden, und es müsste möglich sein, Peptone durch wasserentziehende Mittel wieder in Eiweiss zurück zu verwandeln, was in der That in neuester Zeit gelungen zu sein scheint (Henninger, Fr. Hofmeister).

Verhalten von Säure und Ferment bei der Verdauung. Bringt man eine Flocke reinen Blutfibrins in eine 0·2 % Salzsäurelösung, so quillt dieselbe zuerst auf, um sich nach 24—48 Stunden vollständig in Peptone aufzulösen. Dasselbe erreicht man schon durch anhaltendes Kochen mit reinem Wasser oder Erwärmen mit Wasser unter stärkerem Drucke, wie Untersuchungen von M. Schiff, v. Wittich und Wolffhügel lehren. Hat man aber zu jener Salzsäure eine geringe Menge von Pepsin hinzugefügt, so tritt diese Lösung schon nach Verlauf von mehreren Minuten ein; in dieser Beschleunigung des Verdauungsprozesses liegt die charakteristische Wirksamkeit des sauren Magensaftes. Wird die Säure des Magensaftes neutralisirt, so ist er vollkommen wirkungslos. Der wirksame Magensaft muss aber nicht allein Pepsin und Säure, sondern dieselben in einem bestimmten Verhältniss zu einander enthalten.

Die Säure darf eine bestimmte Grenze nicht überschreiten, die ihrerseits wieder von dem aufzulösenden Eiweisskörper abhängig ist; so verlangt frisches Blutfibrin einen Gehalt an Salzsäure zu 0·08—0·10 %, koagulirtes Eiweiweiss zu 0·12—0·16 %; Kleber und Kasëin scheinen ein ähnliches Verhältniss zu bedürfen, wie Blutfibrin (Brücke, Meissner). Die Salzsäure kann durch andere Säuren, wie Milchsäure, Oxalsäure, Phosphorsäure, Essigsäure, vertreten werden, doch müssen sie in der Reihe nach steigender Konzentration angewendet werden (Heidenhain).

Das Pepsin wirkt schon in äusserst geringen Mengen; mit steigendem Pepsingehalt wird die Wirkung erhöht, doch erreicht sie bald ein Maximum, das nicht überschritten werden kann (Brücke); auch scheint die Verdauungskraft beeinträchtigt zu werden, wenn der Pepsingehalt im Verhältniss zum Säuregehalt zu hoch ist (Meissner).

Mit der Temperatur nimmt die Geschwindigkeit der Verdauung zu und hat ihr Maximum bei 35—45° C.

Die Geschwindigkeit der Umwandlung von Eiweissen in Peptone ist sonach abhängig: a) von der Natur derselben; b) von dem Gehalte der Verdauungsflüssigkeit an Pepsin und Säure; c) von der Natur der Säure; d) von der Temperatur.

Neben den Eiweissen wird auch der Leim und die leimgebenden Gewebe durch den Magensaft gelöst; es wird ein Körper gebildet, den

man als Leimpepton bezeichnet, ohne dass derselbe die analogen Eigenschaften des Eiweisspeptons besitzt.

Die Kohlehydrate und Fette werden vom Magensaft nicht verändert, ebensowenig das Horngewebe, die Cellulose und stärkere elastische Membranen, doch soll Elastin bei längerer Digestion mit Magensaft gelöst werden können (Etzinger).

Verdauung der Nahrungsmittel im Magen. Fleisch wird im Magen zunächst aufgelockert dadurch, dass die Salzsäure das Bindegewebe aufquillt; weiterhin kann sich der ganze Inhalt der Fleischfaser auflösen, nur das elastische Gewebe bleibt unverändert. Doch vollendet sich die Verdauung des Fleisches niemals im Magen, sondern es gehen immer unverdaute Stücke in den Darm über. Andererseits findet sich noch nach 7 Stunden (bis 9 St.) unverdautes Fleisch im Magen, dessen Verdauung erst nach 12 Stunden vollkommen beendet ist (Schmidt-Mülheim). Gekochtes und gebratenes Fleisch wird leichter verdaut als rohes Fleisch, weil es durch das Kochen und Braten schon gelockert ist und dem Magensaft das Eindringen erleichtert. Soll rohes Fleisch recht verdaulich sein, so muss es zerkleinert verabreicht werden.

Milch gerinnt, sobald sie in den Magen gelangt; das geronnene Kasëin wird vom Magensaft in Peptone gelöst, während das Fett in grossen Tropfen zusammenfliesst, ohne verändert zu werden.

Das Fettgewebe wird in der Weise verändert, dass die Wände der Fettzellen gelöst werden und das frei gewordene Fett in Tropfen zusammenfliesst.

Knochen zerfallen an der Oberfläche, indem ihre knorpelige Grundlage durch den Magensaft aufgelöst wird, während die Kalksalze in Gestalt eines weissen kreidigen Pulvers zurückbleiben.

Brod wird im Magen niemals vollständig verdaut. Während das in demselben enthaltene Amylum durch den Speichel, der Kleber durch den Magensaft insoweit gelöst werden, als diese Säfte in die von der cellulosehaltigen Hülle zum Theil noch umschlossenen Amylumkörner eindringen können, bleiben diese Hüllen selbst vollkommen unverändert. Wenn man Hunde mit Stärke füttert, so findet man nach 2—4 Stunden im Magen unveränderte Stärke und Amidulin, Dextrin und Spuren von Zucker (v. Mering); Milchsäure findet sich nur im kranken Magen.

Kartoffeln, Hülsenfrüchte, grüne Pflanzentheile verhalten sich ebenso; die letzteren werden wegen ihrer starken Epidermis am wenigsten verändert; mehr noch in gekochtem Zustande. Doch wird die junge Cellulose der Gemüse verdaut (Weiske).

Verdauung im Dünndarm.

Der Inhalt des Magens, welcher durch den sauren Magensaft eine saure Reaktion erhalten hat, gelangt als Speisebrei, Chymus, durch den Pylorus in den Dünndarm, wo er sich mit der Galle, dem pankreatischen Safte und dem Darmsafte vermischt.

Verdauung durch die Galle. Digerirt man in einem Gefässe Protëinsubstanzen, Fette oder Kohlehydrate mit frischer Galle, so treten in diesen Substanzen keinerlei Veränderungen ein, bis sie zu faulen be-

ginnen. In der That ist auch die Galle auf die Verdauung von Proteinen und Kohlehydraten ohne jeden Einfluss. Untersucht man aber während einer reichlichen Mahlzeit den Dünndarminhalt eines Hundes mikroskopisch, so findet man in demselben Fett in sehr feine Tröpfchen emulgirt. Diese Emulsion wird zum Theil durch die Galle gebildet (das Nähere s. unten). Die Funktion der Galle besteht danach: 1) in der Emulgirung der Fette; ferner soll sie 2) die peristaltischen Bewegungen des Darmes anregen (Schiff); und 3) hält sie die Zersetzung des Darminhaltes auf, wirkt also antiseptisch; die Beobachtung bestätigt dies, denn Gallenfistelhunde entleeren ausserordentlich stark riechende Exkremente.

Die Galle hebt die Wirksamkeit des Magensaftes auf, weil die durch die Salzsäure gefällte Glykocholsäure das Pepsin mit niederreisst (Burkhardt). Saure Eiweisslösungen (Syntoninlösungen), sowie Peptonlösungen werden durch Galle gefällt (Cl. Bernard).

Bedeutung der Galle für den Gesammtorganismus. Um den Werth der Galle für den Gesammtorganismus kennen zu lernen, legte Schwann (1844) bei acht Hunden Gallenfisteln an; sechs von diesen Hunden starben bald, während zwei noch eine Zeit lang unter den Erscheinungen tiefer Ernährungsstörungen fortlebten, sodass Schwann zu der Ansicht gelangte, es wäre die Galle zum Bestehen des Organismus durchaus nothwendig. Dagegen gelang es Blondlot einen seiner Gallenfistelhunde 5 Jahre lang am Leben zu erhalten. Auch Nasse erhielt seine Hunde längere Zeit, fand sie aber auffallend gefrässig. Schellbach klärte den Sachverhalt endlich dahin auf, dass alle die Hunde gediehen, welche nach Anlegung der Fistel einen grossen Appetit hatten, wodurch sie den Verlust, den sie durch Ausfluss der Galle erleiden, mit Hülfe anderweitiger reichlicher Nahrungszufuhr decken könnten. Der Verlust durch die Galle ist nämlich ein doppelter, indem einmal mit der nach aussen abgeleiteten Galle täglich eine sehr erhebliche Menge an Flüssigkeit und festen Bestandtheilen verloren geht, die sonst zum grössten Theil wieder resorbirt wird, andrerseits eine gewisse Quantität von Fett in den Körper nicht aufgenommen werden kann.

Verdauung durch den pankreatischen Saft. Der pankreatische Saft übt durch seine drei Fermente drei verschiedene Wirkungen auf den Darminhalt aus.

1) Wirkung auf die Neutralfette. Schon Eberle hatte beobachtet, dass der Bauchspeichel Fette fein zu vertheilen und in Suspension zu erhalten im Stande sei. Cl. Bernard setzte hinzu, dass diese Fähigkeit dem Bauchspeichel in noch viel höherem Grade, als der Galle zukomme, und dass ferner Neutralfette in Fettsäuren und Glycerin gespalten werden.

2) Wirkung auf Albuminate. Der Bauchspeichel besitzt die Fähigkeit in alkalischer, neutraler und schwach saurer Lösung Eiweiss zu verdauen (Corvisart), und zwar werden ebenso wie durch den sauren Magensaft Peptone gebildet. Das wirksame Verdauungsferment ist das Trypsin (Kühne). Doch ist damit die Verdauung noch nicht beendet, sondern es bilden sich weiterhin neben Peptonen als Endprodukte reiner pankreatischer Verdauung Leucin, Tyrosin und Asparaginsäure (Amidobernsteinsäure $C_4 H_7 NO_4$). Innerhalb des Darmes ist indess die reine Pankreasverdauung ein vorübergehender Prozess; unter dem Einflusse von Fäulnisskeimen, die stets vorhanden sind, beginnt leicht die Pankreasfäulniss, deren Produkte sich durch ihren penetranten fäcalartigen Geruch auszeichnen. Es sind dies das Phenol, Indol und Skatol, daneben Ammoniak und Schwefelwasserstoff. Der Umfang dieser Fäulnisserscheinungen wird bestimmt durch die Zeit, welche der Chymus im Dünndarme sich aufhält und erreicht seine Höhe bei totalem Darmverschluss. Der Eintritt der Fäulniss wird begünstigt durch alkalische Reaktion, verzögert durch die Galle und saure Reaktion des Dünndarminhaltes. — Die saure Reaktion des in den Dünndarm eintretenden Chymus nimmt unter dem Zuflusse der Galle und des pankreatischen Saftes allmälig ab und geht im unteren Theile des Dünndarmes in die alkalische Reaktion über, doch ist die Grenze dieses Ueberganges sehr variabel und selbst verschieden innerhalb eines und desselben Darmquerschnittes.

Leim und Leim gebende Gewebe werden ebenso wie durch den Magensaft auch durch den Bauchspeichel verdaut, in gleicher Weise elastisches Gewebe (Ewald u. Kühne).

Bei der pankreatischen Verdauung der Eiweisskörper werden die gleichen Zwischenprodukte, wie bei der Magenverdauung gebildet, nur entsteht hier kein Acidalbumin, sondern die Eiweisse werden zunächst einfach aufgelöst, wahrscheinlich zu einer Globulinsubstanz, von der aus sich Hemialbumose, Pepton, Leucin, Tyrosin etc. bilden.

3) Wirkung auf Kohlehydrate. Der Bauchspeichel besitzt die Fähigkeit, Stärke in Zucker umzuwandeln (Valentin) in noch viel höherem Maasse als der Mundspeichel, denn sowohl rohe als gekochte Stärke wird durch wenig Bauchspeichel namentlich bei 35° C. mit unmessbarer Geschwindigkeit in Zucker verwandelt (Kühne).

Wenn Stärke oder deren Derivate bis in den unteren Theil des Dünndarmes gelangen, so verfallen auch sie den dort eingetretenen Fäulnissprozessen, wobei aus ihnen Milchsäure, Essigsäure, Kohlensäure und Wasserstoff gebildet wird.

Verdauung durch den Darmsaft. Durch den Darmsaft wird rohes Fibrin (Thiry, Leube) zu Peptonen verdaut. Busch konnte bei einer Frau, welche eine Darmfistel unterhalb der Einmündungsstelle von Gallen- und pankreatischem Gange hatte, beobachten, dass im Darm geronnene Eiweissstücke nach 5 Stunden zu 5—6 % gelöst waren; ebenso

die Umwandlung von Stärke in Dextrin und Traubenzucker. Eine Wirkung auf die Fette hat er nicht beobachten können, doch soll nach FRERICHS der Darmsaft Fett emulgiren, was seiner Zähflüssigkeit durchaus entsprechen würde. Der Darmsaft wirkt auch auf Rohrzucker, den er in Traubenzucker umwandelt (LEUBE, PASCHUTIN), welch' letzterer weiterhin, ebenso wie Milchzucker, in Milchsäure und Buttersäure übergeht.

Verhalten des Chymus im Dünndarm. Der Chymus, welcher aus dem Magen in den Dünndarm gelangt, besteht aus sehr heterogenen Elementen, nämlich aus den unverdauten Nahrungsmitteln, aus Pepton, Syntonin, Fetttropfen, Zucker, unveränderter Stärke und dem Magensafte. Zu diesem Gemisch tritt nun im Dünndarm zunächst die Galle, worauf sofort in dem sauren Chymus: 1) ein Niederschlag entsteht und 2) die Pepsinverdauung sistirt wird. Letzteres deshalb, weil das Pepsin von dem Niederschlage mitgerissen wird. Diese Sistirung ist von Bedeutung, weil das Trypsin des pankreatischen Saftes von dem sauren Pepsin verdaut wird; diesem Uebelstande ist also vorgebeugt. Was den Niederschlag betrifft, so ist derselbe einerseits schwer und flockig und besteht aus Syntonin neben etwas Gallensäuren, andererseits feinkörnig und besteht aus Gallensäuren und wechselnden Mengen von Pepton. Während die Eiweissfällung durch die Galle hervorgerufen ist, sind die Gallensäuren und zwar ausschliesslich die Glykocholsäure durch die Salzsäure des Magensaftes gefällt, während die Taurocholsäure in Lösung bleibt. Im Gegentheil verursacht der weitere Zufluss der Galle durch den Ueberschuss von Taurocholsäure wieder eine Lösung des feinkörnigen aus Glykocholsäure bestehenden Niederschlages. Während nun weiter auch der pankreatische Saft sich dem Chymus beimischt und die pankreatische Verdauung beginnt, verliert der Chymus allmälig seine saure Reaktion, wird neutral und selbst alkalisch. Mit der eintretenden Alkalescenz löst sich aber jener schwere Niederschlag vollkommen wieder, womit auch das Pepsin frei wird, das in alkalischer Lösung für das Trypsin keine Gefahr mehr ist. Von den Nahrungsmitteln, die ungelöst im Chymus in den Darm gelangt sind, erfahren Veränderungen:

Die Vegetabilien. Die Stärke, die in den Vegetabilien sehr reichlich vorhanden ist, verwandelt sich im Dünndarm unter dem Einflusse des kräftig wirkenden Bauchspeichels und des Darmsaftes in Traubenzucker. Füttert man einen Hund mit Brod oder Stärke, so findet sich im ganzen Verlaufe des Dünndarmes Zucker (und zwar in weit grösseren Mengen, als im Magen — FRERICHS), der meistens noch weiter in Milch- und Buttersäure umgesetzt wird (nach der Fütterung mit Vegetabilien findet man bei der mikroskopischen Untersuchung in dem Dünndarminhalt noch unverdaute oder zerstörte Amylumkörner, Pflanzenzellen u. dergl.). Milch- und Traubenzucker, mit der Nahrung aufgenommen, gelangen, da sie grösstentheils schon im Magen verschwinden (resorbirt werden), nur wenig in den Dünndarm. Rohrzucker wird zum grossen Theil in Traubenzucker verwandelt. Die Pflanzeneiweisse (Kleber, Legumin, Fibrin) werden in gleicher Weise wie die thierischen Eiweisse verdaut. Die Cellulose bleibt unverdaut, nur ganz junge Cellulose wird verändert.

Die Fette. Sie gelangen, in welcher Form sie auch genossen sein mögen, in grossen Tropfen aus dem Magen in den Dünndarm, wo sie durch die Galle und den pankreatischen Saft nach und nach in feinste Tröpfchen von $^1/_{500}$—$^1/_{1000}'''$ emulgirt werden, um auf diese Weise für die Resorption brauchbar zu sein. Die

Menge des Fettes nimmt nach unten zu ab. In wie weit die Fette chemisch verändert werden, ist schon oben bemerkt.

Fleisch und Eier. Die Verdauung des Fleisches und der Eier, soviel davon unverändert in den Darm übergeht, findet in letzterem in derselben Weise unter dem Einflusse des Bauchspeichels wie im Magen unter dem des Magensaftes statt, unter gleichzeitiger Bildung von Spuren von Leucin und Tyrosin (Schmidt-Mülheim); doch scheint nicht alles im Darm vorhandene Eiweiss in Peptone umgesetzt zu werden, denn man findet besonders bei reichlicher Aufnahme von Fleisch und Eiern selbst unveränderte Reste davon noch im Kothe vor.

Die anorganischen Verbindungen, die mit der Nahrung in den Verdauungskanal gelangen, wie Chlornatrium, Chlorkalium, die schwefelsauren und phosphorsauren Alkalien, die alle in Wasser leicht löslich sind, werden durch die Verdauung gar nicht verändert; ihr gelöster Zustand allein genügt für ihre Aufnahme ins Blut.

Verdauung im Dickdarm.

Eine eigentliche Verdauung findet im Dickdarm nicht mehr statt, doch setzt sich der im unteren Theile des Dünndarmes eingeleitete Fäulnissprozess daselbst fort, in welchen nicht nur die Eiweisse, sondern auch die Kohlehydrate und Fette, soweit solche noch übrig sind, verwickelt werden. Aus den Kohlehydraten bildet sich Gährungsmilchsäure, Ameisensäure, Essigsäure u. a. (s. oben); die Fette werden in Glycerin und Fettsäuren gespalten, von denen sich die letzteren mit Kalk und Magnesia zu den entsprechenden Seifen verbinden; während das Glycerin den Kohlehydraten ähnliche Veränderungen zu erleiden scheint.

Der Inhalt des Dickdarmes, der viel weniger dünnflüssig ist, weil im Dünndarm der grösste Theil der flüssigen Stoffe resorbirt worden ist (s. unten), wird im Verlaufe des Darmrohrs noch konsistenter, indem Wasser aus demselben resorbirt wird. Man hat früher dem Coecum eine eigene Verdauung, ähnlich der des Magens, zugeschrieben, weil man seinen Inhalt stark sauer reagirend fand. Die Beobachtung der sauren Reaktion ist zwar richtig, besonders bei Herbivoren, aber sie stammt nur aus der sauren Gährung, welche die im Blinddarm längere Zeit verweilenden Vegetabilien eingehen; selbst bei Hunden, die 2—3 Tage mit Fleisch gefüttert werden, kann die Reaktion sauer sein, weil hier lange Zeit Reste zurückbleiben, die zur Umwandlung in Milchsäure geeignet sind.

Die Gase des Verdauungskanales.

Die Gase des Verdauungskanales stammen entweder aus der Atmosphäre, indem Luft mit den Speisen und Getränken verschluckt worden ist, oder sie verdanken ihren Ursprung den daselbst stattfindenden Um-

setzungen. Abgesonderte freie Gase, wie man sie in der Lunge und Haut erhält, kommen im Darmkanal nicht vor. Im Magen findet man Sauerstoff, Stickstoff und Kohlenstoff (PLANER), von denen der Sauerstoff vom Blute resorbirt wird. Nach der Aufnahme von kohlensauren Salzen entwickelt sich im Magen Kohlensäure. Die Gase des Dünndarmes sind Stickstoff, Wasserstoff und Kohlensäure (PLANER); die beiden letzteren stammen aus Umsetzungen, die im Dünndarm stattfinden, während der Stickstoff aus dem Magen herübergekommen ist. Im Dickdarm des Menschen finden sich Kohlensäure, Stickstoff, Kohlenwasserstoffgas (Sumpfgas) und zuweilen Schwefelwasserstoffgas (RUGE). Nach vegetabilischer Nahrung ist der Gasgehalt bedeutender, als nach Fleischkost.

Zur Methodik der Verdauungsversuche. Die Kenntniss der Verdauungsvorgänge im Verdauungskanal verdankt man zum Theil natürlichen, zum anderen Theile künstlichen Verdauungsversuchen.

Die natürlichen Versuche werden an Thieren gemacht, welchen Magen- oder Darmfisteln angelegt werden, durch welche man die Nahrungsmittel direkt in den Magen oder Darm einführen und dort die Veränderungen, welche sie erfahren, beobachten kann. Eine Fistel besteht in einer anomalen direkten Kommunikation zwischen irgend einem Raume des Körperinneren und der Oberfläche. Beim Magen und dem Darm z. B. werden Fisteln so angelegt, dass der Magen oder eine Darmschlinge in eine perforirende Bauchwunde gezogen und durch Näthe befestigt werden, um dort einzuheilen, nachdem vorher der Magen oder der Darm an der entsprechenden Stelle eröffnet worden war. Die Veranlassung zur Anlegung solcher Fisteln gab die Fistel, welche BEAUMONT (1834) an einem kanadischen Jäger beobachtete, bei dem sie sich nach einem Schusse durch den Magen gebildet hatte. Dieses Vorbild benutzten BESSOW (1842) und BLONDLOT (1843), um die ersten Fisteln bei Thieren anzulegen.

Viel mehr als der natürlichen Verdauung bedient man sich jetzt der künstlichen Verdauung, die mit Hülfe von sog. künstlichen Verdauungsflüssigkeiten im Wasserbade, das auf ca. 40° C. erwärmt ist, ausgeführt werden. Die künstlichen Verdauungsflüssigkeiten werden aus der Substanz der Drüsen selbst hergestellt (der Speicheldrüsen, der Magenschleimhaut und des Pankreas). Die Drüsen werden zerkleinert, ausgewaschen, in absoluten Alkohol gelegt (um die Eiweisse zu fällen), ausgetrocknet, zerrieben und das getrocknete Pulver mit konzentrirtem Glycerin übergossen, in welchem die Fermente sich lösen und längere Zeit konservirt werden können (v. WITTICH). Einfacher ist eine Verdauungsflüssigkeit (Magen, Pankreas), welche man durch Selbstverdauung erhält: die Fundusschleimhaut eines frischen Schweinemagens wird in kleine Stücke geschnitten, mit reichlicher Salzsäure von 0·2% übergossen und bei 40° C. während 24 Stunden der Verdauung überlassen. Auf diese Weise hergestellte Verdauungsflüssigkeit, die Peptone enthält (welche man eventuell durch Dialyse entfernen kann), wirkt kräftig verdauend. EBERLE (1834) hatte als erster aus der Magenschleimhaut einen künstlichen Magensaft bereitet.

Wenn auch die künstlichen Verdauungen im Prinzip den natürlichen Verdauungsvorgängen gleichen, so kommen doch bei der natürlichen Verdauung eine Reihe von Faktoren in Betracht, welche die Verdauung ausserordentlich befördern, und die in den künstlichen Verdauungsversuchen gar nicht nachgeahmt

werden können. Diese Faktoren sind: 1) die Bewegung der Wände des Digestionskanales selbst, wodurch der Speisebrei vielfach durcheinander geknetet wird und immer mit neuen Mengen von Verdauungssäften in Berührung tritt; 2) die Thatsache, dass der Speisebrei selbst als Reiz für die Sekretioneu wirkt, und so fortwährend reichlich Verdauungssäfte in den Verdauungsapparat gelangen; 3) der Umstand, dass die gelösten Theile des Speisebreies immer wieder durch Resorption fortgeschafft werden, was die Verdauung ausserordentlich begünstigen muss.

II. Mechanik der Verdauung.

Die Mechanik der Verdauung löst die Aufgabe: 1) die eingeführten Speisen, nachdem sie durch die Zähne zerkleinert worden sind, durcheinander zu mischen, um sie möglichst allseitig mit den Verdauungssäften in Berührung zu bringen und diesen den Eintritt in die Speisen zu erleichtern; 2) den Inhalt des Verdauungsapparates durch den ganzen Verdauungskanal fortzubewegen und zwar mit einer mittleren Geschwindigkeit, welche sowohl den Verdauungssäften gestattet, auf den Inhalt einzuwirken, als auch die Resorption der entsprechend vorbereiteten Stoffe ins Blut (s. unten Resorption) ermöglicht. Geschieht die Fortbewegung des Inhaltes zu rasch, so werden diese beiden Prozesse in empfindlicher Weise beeinträchtigt.

Die Bewegungen im Verdauungsrohre geschehen durch die Thätigkeit der Muskeln, aus denen die Wände des Verdauungskanales selbst bestehen.

Beissen, Kauen, Schlingen.

Die Mundhöhle dient vor Allem zur Aufnahme und Zerkleinerung der Nahrungsmittel. Sind letztere fest, so werden sie zunächst aus der grösseren Masse durch die Schneide- und Eckzähne abgebissen und dann durch das Kauen mit Hülfe der Backzähne zermahlen. Das Kauen geschieht durch die vertikalen und horizontalen Verschiebungen des beweglichen Unterkiefers gegen den feststehenden Oberkiefer; mitthätig sind dabei die Zunge, welche vermittelst ihrer grossen Beweglichkeit die Speisetheile zwischen die Zähne schiebt, und die Backenwände, von denen die über die Zahnreihe hinausgelangten Speisen zwischen die Zähne zurückgedrängt werden. Während dieser Zerkleinerung erfolgt gleichzeitig die Einspeichelung durch die Mundflüssigkeit.

Aus den so zerkleinerten und eingespeichelten Speisen wird auf dem ausgehöhlten Zungenrücken ein rundlicher Ballen, der Bissen, geformt, der dadurch dem Racheneingang zugeschoben wird, dass zuerst die Zungenspitze und weiterhin die folgenden Theile der Zunge bis zur Zungenwurzel gegen den harten Gaumen angedrückt werden. In Folge davon ist die

Zungenwurzel mit dem Zungenbein ebenfalls nach vorn und oben gezogen, wodurch sie eine stark abfallende schiefe Ebene bildet, über welche der Bissen leicht hinabgleitet, um in den Bereich der Constrictores pharyngis zu gelangen, was dadurch gefördert wird, dass zur Zeit, wo der Bissen über die Zungenwurzel gleitet, der Schlundkopf nach oben und vorn gehoben und der Zungenwurzel genähert wird. Weiterhin wird der Bissen durch die Kontraktionen der Constrictores nach der Speiseröhre befördert.

Damit das Schlingen, wie man den Akt nennt, durch den die Beförderung des Bissens aus der Mundhöhle nach der Speiseröhre geschieht, unbehindert vor sich gehen kann, muss, während der Bissen hinabgleitet, der Zugang nach dem Kehlkopf und der Nasenhöhle abgeschlossen und dem Bissen die Rückkehr in die Mundhöhle verlegt werden. Letzteres geschieht dadurch, dass, wenn der Bissen hinter die vorderen Gaumenbögen gelangt ist, die Arcus glossopalatini durch ihre Zusammenziehung sich koulissenartig gegen die Mittellinie vorschieben und so die Mund- von der Rachenhöhle trennen (Dzondi). Der Weg nach dem Kehlkopf wird durch den Kehldeckel gesperrt, welcher sich nach hinten und unten auf den Kehlkopfseingang legt. Diese Bewegung wird dem Kehldeckel dadurch erleichtert, dass der Kehlkopf mit dem Zungenbein erhoben und gegen die Zungenwurzel gedrückt wird. Um den Weg nach den Choanen zu verlegen, erhebt sich der weiche Gaumen durch Kontraktion des Levator palati mollis und der horizontalen Komponente der Mm. palatopharyngei so hoch, dass er in horizontaler Lage ausgespannt ist und die Nasenhöhle von dem Rachen abschliesst.

Die Schling- oder Schluckbewegungen können willkürliche oder unwillkürliche sein; hat eine Schluckbewegung aber einmal willkürlich begonnen, so setzt sich dieselbe unwillkürlich fort. Wenn die Mundhöhle selbst frei von Flüssigkeiten ist, wenn man „leer" schluckt, so können willkürlich nur eine beschränkte Anzahl (etwa vier) von Schluckbewegungen ausgeführt werden, sodass die willkürliche Bewegung durch den peripheren Reiz und die folgende Reflexbewegung unterstützt zu werden scheint.

Magendie und Schiff behaupteten, dass jene Funktion des Kehldeckels beim Schlingen entbehrlich sei, denn bei Hunden, welche Tinte getrunken hatten, war der Kehldeckel ganz ungefärbt. In der That kann der Kehldeckel bei kräftigen Schlingbewegungen, wie beim Schlingen von harten Speisen, entbehrt werden, während Flüssigkeiten, wenn der Kehldeckel fehlt, sehr leicht in den Kehlkopf gelangen und heftige Hustenbewegungen hervorrufen (Longet).

Jede Schlingbewegung ist von einem Athemzuge (In- und Exspiration) begleitet, den man am deutlichsten beobachten kann, wenn man bei sistirter Athmung (Reizung des N. laryng. superior) Schluckbewegungen hervorruft (Steiner).

Die Bewegungen der Speiseröhre, durch welche die Speisen nach dem Magen befördert werden, sind sogenannte peristaltische Bewegungen; sie entstehen dadurch, dass entgegen der Richtung des Bissens die Längsmuskeln sich kontrahiren und an demselben verschieben, wonach hinter dem Bissen die Kontraktion der Ringmuskeln erfolgt. Diese Bewegung geschieht am schnellsten im oberen Theile der Speiseröhre, langsamer im mittleren Theile und nimmt gegen den Magen hin an Geschwindigkeit wieder zu, weil die Bewegungen der glatten Muskeln, wie sie der mittlere und untere Theil der Speiseröhre besitzt, im Allgemeinen viel langsamer ablaufen, als die der quergestreiften. Wenn die Bewegung zum Magen hin trotzdem schneller wird, so rührt das von der an der Cardia stärker entwickelten Ringfaserschicht her, die man den Constrictor cardiae genannt hat.

Die Bewegungen der Speiseröhre werden jedesmal durch eine Schluckbewegung eingeleitet, um sich dann aber bis zum Magen fortzusetzen, auch wenn der Bissen nicht so weit gelangt. Bringt man einen Bissen von aussen her in den Oesophagus, so bleibt derselbe liegen; erst eine oben eingeleitete Schluckbewegung vermag ihn weiterzubefördern (Volkmann); lässt man umgekehrt einen Hund einen an einem Faden befestigten Bissen verschlingen und zieht ihn, wenn er etwa die halbe Höhe der Speiseröhre passirt hatte, wieder heraus, so setzt sich die einmal eingeleitete peristaltische Bewegung bis zum Magen hin fort (Ludwig und Wild).

Nach neueren Untersuchungen sollen Pharynx- und Oesophagusmuskeln während des Schlingens nur bei dem sog. „Hinunterwürgen" in der oben angegebenen Weise funktioniren; in der Regel würden die Speisen und Getränke durch die im luftdicht abgeschlossenen Rachenraume komprimirte Luft in die schlaffe Speiseröhre und den Magen getrieben (Falck u. Kronecker).

Innervation. Die Kaubewegungen, welche bilateral symmetrisch vor sich gehen, werden von einem in der Med. oblongata gelegenen Centrum angeregt (Schröder v. d. Kolk). Die Muskeln, welche den Unterkiefer nach oben gegen den Oberkiefer bewegen, sind die Mm. temporalis, masseter und pterygoideus internus. Die Senkung des Unterkiefers geschieht theils passiv durch seine eigene Schwere, theils aktiv durch die Mm. digastricus anterior, geniohyoideus und mylohyoideus bei feststehendem Zungenbein. Die seitlichen Verschiebungen des Unterkiefers, wie sie beim Zermahlen der Speisen durch die Backen- oder Mahlzähne ausgeführt werden, geschehen durch die Zusammenziehung des M. pterygoideus externus. Durch die Mm. buccinator und orbicularis oris werden die Lippen und Backen während des Kauens gegen die Kiefer gedrückt. Alle diese Muskeln heissen Kaumuskeln; sie werden vom N. crotaphitico-buccinatorius, einem Zweige des dritten Trigeminus-

astes, versorgt, mit Ausnahme des M. geniohyoideus, welcher vom N. hypoglossus, und der Mm. digastricus und orbicularis oris, die vom N. facialis innervirt werden. Die Form- und Lageveränderungen der Zunge werden theils durch die Binnenmuskeln der Zunge hervorgebracht, theils durch Muskeln, welche in die Zunge eintreten. Durch die Kontraktion des M. longitudinalis superior wird die Zunge zur Bildung des Bissens ausgehöhlt; der M. longitudinalis inferior macht den Zungenrücken konvex, während die gleichzeitige Thätigkeit beider Muskeln die Zunge verbreitert und verkürzt im Gegensatz zum M. transversus linguae, der die Zunge verlängert und verschmälert. Durch den M. hyoglossus wird die Zunge nach hinten und unten, durch die Mm. styloglossus und glossopalatinus nach oben gezogen. Diese Muskeln werden vom N. hypoglossus innervirt.

Die centripetalleitenden Fasern, welche das Schlingen einleiten, sind die Rami palatini descendentes des zweiten Trigeminusastes, nicht der N. glossopharyngeus und lingualis, denn nach ihrer Durchschneidung hören die Schlingbewegungen nicht auf (Panizza und Stannius). In der That werden die Schluckbewegungen nicht sowohl durch Reizung der Zunge, als vielmehr des harten und weichen Gaumens hervorgerufen. Die centrifugalen Nerven sind, neben dem eben bezeichneten N. hypoglossus, Zweige von den Nn. facialis und vagus, welche den Levator palati mollis versorgen, während der M. pharyngopalatinus nur vom Vagus versorgt wird. Von den Schlundmuskeln kommen zu dem Mm. constrictor pharyngis superior et inferior Aeste vom Vagus, während der M. constrictor medius vom N. glossopharyngeus einen Zweig erhält. Das Centrum für die Schlingbewegungen liegt beim Menschen in den Nebenoliven (Schröder v. d. Kolk). Die Schluckbewegungen können durch gleichzeitige Reizung des N. glossopharyngeus gehemmt werden (Kronecker u. Meltzer).

Schluckbewegungen werden auch durch Reizung des Kehlkopfes erregt; ebenso durch direkte Reizung des N. laryngeus superior (Bidder, Waller u. Prévost), des Vagusstammes am Halse und des N. recurrens bei Herbivoren (Steiner). Beim Trinken funktionirt der Schluckmechanismus in derselben Weise, wie beim Schlingen von Speisen. Die Flüssigkeit wird nämlich durch eine Saugthätigkeit der Muskelwände der Mundhöhle aufgenommen, die einen luftverdünnten Raum hervorbringen, den die Flüssigkeit auszufüllen sucht. Weiterhin gleitet sie auf der ausgehöhlten Zunge zum Racheneingang, von wo aus sie durch periodische Schluckbewegungen weiterbefördert wird.

Die Bewegungen der Speiseröhre stehen unter dem Einflusse des N. vagus.

Die Bewegungen des Magens.

Wenn der Magen leer ist, so liegen seine Wände an einander und zwar so, dass die grosse Kurvatur nach unten, die kleine aber nach oben

gerichtet ist. Sobald aber der Speiseballen aus der Speiseröhre in den Magen eingetreten ist, erfolgt allmälig passiv eine Axendrehung des Magens, so dass die grosse Kurvatur nach vorn, die kleine nach hinten sieht. Gleichzeitig kontrahiren sich die Magenwände kräftig um den Speisebrei, sodass auch der Pylorus geschlossen ist. Diese Kontraktion wird um so stärker, je mehr reizend die eingetretenen Speisen auf die Schleimhaut wirken, weshalb die Kontraktion zu Anfang der Verdauung am stärksten ist. Durch peristaltische Bewegungen, die gleichzeitig beginnen, wird der Mageninhalt an den Magenwänden hingeschoben, die Speisetheile von der Cardia aus längs der grossen und zurück entlang der kleinen Kurvatur fortbewegt, wodurch sie möglichst ausgiebig und allseitig mit dem Magensaft in Berührung kommen (Beaumont). So wird die Peripherie des Speiseballens nach und nach erweicht, worauf diese verflüssigten Massen durch den Pylorus, der sich mitterweile mehr oder weniger geöffnet hat, in den Dünndarm austreten, während der noch feste Kern des Ballens im Magen zurückbleibt, um weiter durchgeknetet zu werden. Der Verschluss des Pylorus lässt mit der Erweichung des Inhaltes, da der Reiz auf die Schleimhaut aufhört, mit der Zeit so nach, dass gegen Ende der Verdauung auch festere, ungelöste Theile in den Dünndarm übergehen können. Die Fortschaffung von Theilen des Mageninhaltes in den Dünndarm beginnt schon nach 10 Minuten; die ganze Magenverdauung ist aber erst nach mehreren Stunden beendet.

Innervation. Wenn man die äussere Magenfläche reizt, so erfolgen entweder lokale oder weit verbreitete Bewegungen. Es ist wahrscheinlich, dass der Magen Bewegungscentren in sich selbst besitzt. Von aussen her enthält er Nervenfasern vom Vagus, dessen Reizung lebhafte Bewegungen hervorruft. Ebenso treten an ihn Fasern aus dem Plex. coeliacus, welche ebenfalls motorisch zu sein scheinen. Der N. vagus ist gleichzeitig sensibler Nerv für den Magen.

Nach Schiff treten auf Verletzung gewisser Hirntheile, der Pedunculi cerebri, Thalami optici u. s. w., partielle Gefässlähmungen des Magens ein, die in demselben bedeutende Hyperämien und Geschwüre verursachen; ähnliche Erscheinungen sollen sich bei einseitiger Verletzung der Med. oblongata und des Halsmarkes zeigen.

Abnorme Bewegung des Magens: Erbrechen. Unter bestimmten Umständen, wie nach Ueberfüllung des Magens mit Speisen oder Flüssigkeiten, erfolgt Erbrechen, wodurch feste und flüssige Substanzen aus dem Magen durch die Cardia nach aussen entleert werden. Je grösser der Fundus des Magens ist, um so schwerer kommt es zum Erbrechen, weshalb kleine Kinder, bei denen ein Magenfundus überhaupt noch nicht vorhanden ist, sehr leicht erbrechen. Die Brechbewegung kann von verschiedenen Punkten her eingeleitet werden:

1) bei Reizung der Magenschleimhaut sowohl in Folge von Ueberfüllung des Magens als in Folge elektrischer Reizung; bei Hunden genügt schon die Berührung der äusseren Magenwand;
2) durch Kitzeln des Zungengrundes und Schlundes;
3) bei Reizung der Schleimhaut des Dünn- oder Dickdarmes durch Würmer (besonders bei kleinen Kindern);
4) bei Reizung der Uterinschleimhaut in den ersten Monaten der Schwangerschaft;
5) bei Reizung der Schleimhaut der Ureteren oder der Harnblase bei Steinleiden;
6) bei Hirnleiden und Hirndruck;
7) durch eine Reihe von chemischen Stoffen, wie Brechweinstein und Amorphin.

Der Brechakt, welcher ein reflektorischer Vorgang ist, kommt dadurch zu Stande, dass der Mageninhalt sowohl durch antiperistaltische Bewegung der Magenwände wie durch krampfhafte und unwillkürliche Kontraktionen der Muskeln der Bauchpresse bei gleichzeitiger Eröffnung der Cardia zusammengedrückt und nach oben befördert wird.

Die sensible Bahn für diesen Reflex sind die sensiblen Nerven, welche von den angeführten Schleimhäuten (z. B. der N. vagus für den Magen, dessen centrale Reizung leicht Brechbewegungen auslöst) zum Centrum führen, dem Brechcentrum, welches in der Med. oblongata liegt (daher erfolgt in gewissen pathologischen Zuständen, wie bei Gehirnentzündung, durch Reizung der Med. oblongata Erbrechen); die motorische Bahn sind die Nerven, welche zum Zwerchfell und den Bauchmuskeln verlaufen. Nach Durchschneidung beider Vagi kommt die Brechbewegung nicht mehr zu Stande.

Die Bauchpresse wird durch die gemeinschaftliche Thätigkeit des Zwerchfelles und der Bauchmuskeln gebildet. In Folge der Thätigkeit der Bauchpresse wird der Bauchhöhleninhalt unter einen allseitigen Druck versetzt. Wirkt von den beiden schiefen Bauchmuskeln nur der äussere oder absteigende mit, so wird der Bauchinhalt gleichzeitig nach oben gegen das Zwerchfell gedrängt (kommt beim Erbrechen in Betracht); wirkt der innere oder aufsteigende Bauchmuskel allein mit, so wird der Bauchinhalt nach unten gezogen, eine Wirkung, die bei der Entleerung der Exkremente (s. unten) eintritt.

Unter den Thieren erbrechen die Fische, Kröten und Frösche, letztere aber nur im Juni und Juli (bei gefülltem Magen!), die Eidechsen; die Vögel mit Ausnahme der Hühner, aber nur aus dem Kropfe. Unter den Säugethieren erbrechen das Schwein, der Igel und die Raubthiere (Hund, Fuchs, Katze); es erbrechen nicht das Pferd, die Wiederkäuer, die Nagethiere und die Fledermaus (Mellinger).

Die Bewegungen des Darmes.

Die Bewegungen des Darmrohres sind ebenfalls peristaltische Bewegungen, die durch die in der Darmwand vorhandenen zirkulären und longitudinalen Muskeln vermittelt werden; sie finden nicht fortwährend, sondern nur periodisch statt; in dem Zustande der Ruhe bewirkt eine mechanische Reizung immer nur eine lokale Kontraktion, die sich als Einschnürung der gereizten Stelle präsentirt, niemals eine fortschreitende peristaltische Welle, welche vom Orte der Reizung nur dann ausgeht, wenn der Darm an sich schon in Bewegung ist. Man kennt keinen Reiz, welcher im Ruhezustande des Darmes peristaltische Bewegungen einleiten könnte. Nur soviel ist gewiss, dass der Eintritt von Speisen in den Darm die Bewegungen verstärkt, und dass die Bewegungen bei Nacht vollständig aufhören, selbst wenn des Abends noch Speisen genossen worden sind. Man kann die peristaltischen Bewegungen des Darmes beim Menschen und den Thieren durch die unversehrten Bauchdecken sehen, wenn dieselben hinreichend schlaff und dünn sind. Durch die Bewegungen des Darmes wird der Chymus langsam weiter befördert und allseitig durcheinander geknetet, wodurch den Verdauungssekreten möglichst viel Oberfläche für ihre Einwirkung geboten wird. Von der Fortbewegung des Darminhalts durch die Darmbewegungen kann man sich überzeugen, wenn man durch eine Darmfistel eine an einem Faden befestigte Bleikugel in das Darmrohr versenkt: die Kugel rückt dann immer vorwärts.

Man hatte behauptet, dass die Peristaltik des Darmrohres für die Fortschaffung seines Inhaltes vollkommen gleichgültig sei, da das Zwerchfell durch seinen auf die Bauchhöhle ausgeübten Druck diese Funktion ausübe, indess kann dies nicht der Fall sein, da ganzen Thierklassen, z. B. den Amphibien, das Zwerchfell vollständig fehlt, und doch der Darminhalt regelmässig weiter befördert wird.

Die Dünndärme, namentlich das Jejuum und Ileum, können mit ihrem langen Mesenterium auch Lokomotionen ausführen, durch welche sie ihre jeweilige Lage in der Bauchhöhle zu ändern vermögen. Das Duodenum mit seinen kurzen Mesenterium ist in seiner Beweglichkeit sehr beschränkt.

Innervation des Darmrohrs. Die Thatsache, dass ein ausgeschnittenes Darmstück noch geordnete Bewegungen auszuführen vermag, lässt schliessen, dass das Darmrohr, ähnlich wie das Herz, Bewegungscentren in seiner Substanz selbst enthält, von denen aus jene Bewegungen angeregt werden. Solche Centren sind in der That in Gestalt von Ganglienzelllen im Darme vorhanden, die vielfach verästelt sind und in der Muskelschicht liegen (Meissner's Plexus submucosus und Auerbach's Plexus myentericus). In ähnlicher Weise wie auf das Herz wirken

aber auch Nerven, welche an den Darm treten, auf seine Bewegungen. Reizt man das periphere Vagusende, so sieht man neben Bewegungen des Magens auch solche des Darmrohres bis zum Colon transversum auftreten. Gleiche Wirkung auf das Colon descendens und das Rectum haben Fasern, welche aus dem Plexus mesentericus inferior stammen. Reizung des N. splanchnicus macht die Därme still stehen; derselbe ist der Hemmungsnerv für die Darmbewegungen (Pflüger). Gleichzeitig ist er auch sensibler Nerv des Darmes.

Von Einfluss auf die Darmbewegungen ist der Reiz, den die Luft auf die freigelegten Därme ausübt: sie gerathen sehr bald in lebhafte Thätigkeit. Ebenso der Blutgehalt: sowohl die Anämie, als die Hyperämie wirken als Reiz und rufen lebhafte Bewegungen hervor, die aber bei Anämie stärker sind als bei Hyperämie (O. Nasse). Es scheint danach, dass auch hier, wie beim Athemcentrum, der Sauerstoffmangel den Reiz für die Bewegung bildet, wofür auch die Thatsache spricht, dass bei Zufuhr von mit Sauerstoff gesättigtem Blute die Darmbewegungen aufhören, aber sehr lebhaft werden, wenn ihnen Erstickungsblut zugeführt wird (S. Mayer und v. Basch). Die Reizung des N. splanchnicus bei einem eben getödteten Thiere ruft keinen Stillstand, sondern sehr lebhafte Bewegungen hervor. Es sollen in diesem Nerven hemmende und erregende Fasern verlaufen, von denen die ersteren höhere Erregbarkeit besitzen und intra vitam einen dominirenden Einfluss auf die Darmbewegungen ausüben, der aber nach dem Tode sehr bald wegfällt und der Einwirkung der erregenden Fasern Platz macht (O. Nasse).

Einige Alkaloide üben einen sehr bedeutenden Einfluss auf die Darmbewegungen aus: die Opiate, Opium, Morphium beruhigen die Darmbewegungen und können vollkommenen Stillstand derselben herbeiführen; Nicotin dagegen wirkt sehr stark erregend auf diese Bewegungen. Aehnlich wirkt das Rhodankalium, ebenso der Kaffee. Die „Abführmittel“ wirken nicht allein dadurch, dass sie die Peristaltik des Darmes erhöhen, sondern auch dadurch, dass sie eine reichliche Wasserausscheidung in den Darm veranlassen, wie namentlich die sogenannten salinischen Abführmittel, Glaubersalz, Bittersalz u. s. w. Werden die letzteren statt in den Darm direkt ins Blut gespritzt, so wirken sie nicht mehr abführend, sondern verstopfend. Nach Buchheim soll die abführende Wirkung jener Salze nicht sowohl die Folge einer durch sie hervorgerufenen Wasserausscheidung sein, sondern ihre Anwesenheit im Darme soll die Aufsaugung des Wassers vermindern.

§ 2. Die Resorption.

Unter „Resorption“ oder „Aufsaugung“ versteht man die Aufnahme von Stoffen ins Blut. Die Resorption kann eine direkte sein, wenn die Stoffe direkt durch Blutgefässe in das Blut eintreten, oder sie kann eine indirekte sein, wenn die Aufnahme erst durch die Lymphgefässe geschieht, welche die resorbirten Substanzen weiterhin dem Blute zuführen. So

lange man die Lymphgefässe nicht kannte, liess man alle Resorption durch die Blutgefässe geschehen. Mit der Entdeckung der Lymphgefässe durch CASPAR ASELLI (1622) leugnete man umgekehrt jede Resorption durch die Blutgefässe und schrieb sie ausschliesslich den Lymphgefässen zu. MAGENDIE widerlegte die Ansicht, als er zeigte, dass ein Thier, dessen Duct. thoracicus er unterbunden und in dessen Darm er eine Giftlösung gespritzt hatte, ebenso rasch starb, wie ein anderes, ebenso vergiftetes Thier, bei dem der Hauptlymphstamm nicht unterbunden worden war. Der Erfolg blieb derselbe, als er den Darm aus allen seinen Verbindungen losgelöst und ihm nur das zu- und abführende Blutgefäss gelassen hatte. Andererseits stirbt ein Thier ebenfalls sehr bald, wenn man in einer Fusswunde alle Blutgefässe unterbindet und in dieselbe Gift bringt. Es steht demnach fest, dass Blut- und Lymphgefässe zu resorbiren vermögen.

Die Resorption im Körper findet nicht entweder nur durch die Lymphgefässe oder nur durch die Blutgefässe statt, sondern es gehen beide Arten von Resorption neben einander her; den bestimmenden Einfluss auf den Resorptionsweg übt die Grösse des Widerstandes aus, welcher dem Eintritt in die beiden Gefässe entgegensteht und der von der Natur der Flüssigkeit abhängt, welche resorbirt werden soll.

Man behandelt die Lehre von der Resorption am besten nach den Orten, wo resorbirt wird und unterscheidet: 1) die **Resorption im Verdauungskanal**; 2) die **interstitielle Resorption** 3) die **Resorption durch die äussere Haut**.

Die Kräfte, welche bei der Resorption thätig werden, sind die schon oben (s. S. 99) besprochene Hydrodiffusion, denen hier der noch einfachere Fall der „Imbibition“ folgen soll.

Die organischen Substanzen besitzen die Fähigkeit, von einer Flüssigkeit, in welche sie gelegt werden, bestimmte Mengen in sich aufzunehmen. Geschieht diese Aufnahme unter Volumenzunahme des Gewebes, so nennt man den Vorgang „Quellung“, geschieht sie ohne Volumenzunahme, so heisst sie Imbibition. Die Menge, welche aufgenommen werden kann, ist abhängig von der Natur des Gewebes und der Beschaffenheit der Flüssigkeit. So nehmen auf:

100 Gramm Ochsenblase an Wasser . . .	268	Vol.
- - - - Alkohol . . .	38	-
- - - - Oel	17	-

und es nehmen an Wasser auf in 24 Stunden:

100 Gramm Ohrknorpel	231	Kubikcmt.
- - Sehnen	178	-
- - Faserstoff	301	-
- - Hornhaut	461	-

Jedes thierische Gewebe besitzt ein Quellungsmaximum, über welches hinaus eine Aufnahme nicht mehr stattfindet. Quellungsquotienten nennt LUDWIG das Verhältniss zwischen der Einheit der Substanz und ihrem Quellungsmaximum. Von Salzlösungen, welche imbibirt werden, wird um so weniger aufgenommen, je

konzentrirter sie sind. Die Konzentration der imbibirten Flüssigkeit ist geringer, als die der umspülenden Flüssigkeit (Ludwig); so nimmt eine Membran (Ochsenharnblase) von 7·2% Glaubersalzlösung eine Flüssigkeit auf, die nur 4·4% Glaubersalz enthält, weil die Anziehung des Gewebes zum Wasser eine grössere als die zu dem Salze ist. In Folge dessen befindet sich an der Wand der Poren eine weniger konzentrirte Lösung als in der Mitte, und da die mittlere Lösung keineswegs konzentrirter sein kann, als die umspülende Lösung, so muss die ganze imbibirte Lösung einen Mittelwerth besitzen, der unter dem der Mutterlösung liegt, wie der Versuch auch bestätigt hat. Dagegen hat die aus dem Gewebe gepresste Flüssigkeit (Pressflüssigkeit) wieder die Konzentration der Mutterlösung, weil durch das Pressen nur die centralen Flüssigkeitsmassen aus den Poren entfernt werden können, die eine der Mutterlösung gleiche Konzentration besitzen, während die Wandschicht durch die Anziehung festgehalten wird.

Wenn ein Gewebe zwei Salze gleichzeitig imbibirt, so wirken diese auf einander modifizirend in der Weise, dass z. B. Ochsenherzbeutel weit weniger Glaubersalz aufnimmt, wenn gleichzeitig Kochsalz in der Lösung vorhanden ist, und zwar um so weniger, je mehr Kochsalz anwesend ist (Cloëtta). Manche Flüssigkeiten besitzen gegen einander gewissermaassen Ausschliessungsvermögen; so z. B. nimmt eine mit Wasser getränkte Membran kein Oel auf, und einer mit Oel getränkten Membran kann das Oel durch Wasser entzogen werden.

Filtration und Hydrodiffusion sind von Imbition nicht prinzipiell verschieden. Die Filtration kann man sich vorstellen als eine Imbibition, bei welcher die Anziehung der Flüssigkeit zu der Substanz durch den Druck überwunden wird, und die Diffusion als den gleichen Vorgang, bei welchem jene Anziehung durch die Anziehung, welche die differenten Lösungen zu beiden Seiten der Membran zu einander haben, übertroffen wird.

Die Aufnahme durch Imbibition geschieht aber durch Kapillarität, denn die Gewebe mit ihren interstitiellen und molekularen Poren stellen feinste Kapillarröhrchen dar, in denen die Flüssigkeit in Folge ihrer Adhäsion zu der Kapillarwand jedesmal bis zu einer bestimmten Höhe aufsteigt; oder die Adhäsion wird durch einen auf die Flüssigkeit ausgeübten Druck überwunden, und diese wird durch die Kapillaren hindurchgetrieben: Filtration; oder die Adhäsion ist geringer, als die Anziehung zu einer jenseits der Kapillare stehenden Flüssigkeit, und die letztere tritt in jene über: Hydrodiffusion.

1. Die Resorption im Verdauungskanal.

Durch die Veränderungen, welche die Nahrungsmittel im Verdauungskanal erfahren haben, sind sie in einen solchen Zustand verwandelt worden, dass sie von den Blut- und Chylusgefässen dieses Organes resorbirt und dem Blute einverleibt werden können. Nur insofern sie entsprechend verändert worden sind, können sie aufgenommen werden. Die gesammte Oberfläche des Digestionsapparates, namentlich aber des Dünndarmes, stellt demnach gewissermaassen ein grosses Filter dar, durch welches nur gelöste Substanzen in das Blut hindurchtreten können, während alles Ungelöste oder Unlösliche auf dem Filter zurückbleibt und aus dem Darmkanal fortgeschafft wird (der angeführte Vergleich soll aber

durchaus nicht die Vorstellung erwecken, als ob in der That die Resorption im Darmkanal ein einfacher Filtrationsakt sei).

Ebenso wie auf die Verdauung selbst, so ist auch für die Resorption die Peristaltik des Darmes von grosser Bedeutung, denn durch diese Bewegungen werden immer neue, gelöste Substanzen mit der Darmwand in Berührung gebracht, wo sie resorbirt werden, während die unresorbirbaren Theile fortgeschafft werden. Indess darf, wie schon oben bemerkt, die Grösse dieser Bewegungen über eine gewisse Grenze nicht steigen.

Die Untersuchung über die Resorption im Darmkanal wird nach zwei Methoden ausgeführt: 1) werden in abgebundene Darmschlingen Peptone, Zucker oder Salze in bestimmter Menge injizirt und wird nach mehreren Stunden der Inhalt der Schlinge quantitativ bestimmt; 2) wird der Inhalt der Blut- und Chylusgefässe vor und während, resp. nach der Resorption auf die resorbirten Substanzen untersucht. Die zweite Methode kann auch darüber Aufschluss geben, ob die Resorption durch die Blut- oder Chylusgefässe vor sich gegangen ist.

Resorption in der Mundhöhle und in dem Magen.

Bei dem kurzen Aufenthalt und den geringen Veränderungen, welche die Speisen in der Mundhöhle erfahren, findet wohl kaum eine Resorption in letzterer statt. Dagegen beginnt schon im Magen, dessen Inhalt bedeutendere Veränderungen erfährt und sich länger in demselben aufhält, eine theilweise Resorption. Unterbindet man den Pylorus und spritzt in den Magen Wasser ein, so ist nach einiger Zeit eine Menge des Wassers aus dem Magen verschwunden, was nur durch Resorption geschehen sein kann. Ebenso werden Traubenzucker und Peptone, aber nur in sehr geringen Mengen, resorbirt (Tappeiner).

Die Geschwindigkeit der Magenresorption ist bei verschiedenen Thieren sehr verschieden. Bringt man in den Magen eines Pferdes, dessen Pylorus unterbunden wurde, eine Giftlösung, so treten Vergiftungserscheinungen erst nach vielen Stunden auf, während der gleiche Versuch, bei einem Hunde ausgeführt, sehr bald Vergiftungserscheinungen hervorruft (Bouley). Von Bedeutung ist auch die Natur der zu resorbirenden Flüssigkeit: Strychnin in alkoholischer Lösung führt früher zur Vergiftung, als wenn es in Salzsäure gelöst ist.

Resorption im Dünndarm.

Der Hauptort für die Resorption der verdauten Speisen ist jedenfalls der Dünndarm, worauf einmal die Anwesenheit von so reichlichen Verdauungssäften, die alle Arten von Nahrungsstoffen zu verändern vermögen, und zweitens die durch die Falten und Zotten vielfach vergrösserte

Oberfläche, sowie die reiche Entwicklung der Blut- und Lymphgefässe, letztere als Chylusgefässsystem, hinweisen.

Histologie des Darmes. Die Schleimhaut des Dünndarms enthält Zotten, handschuhfingerförmige Erhebungen der Schleimhaut. Die Zotten, die zunächst aus Bindegewebe bestehen, haben in ihrer Mitte ein centrales Chylusgefäss, welches als der sichtbare Anfang der Chylusgefässe betrachtet wird; dieser centrale Chylusraum der Zotte ist wandungslos, aber nach v. Recklinghausen mit einem regelmässigen polygonalen Plattenendothel austapeziert; erst in tieferen Schichten, in denen sich die Chylusgefässe der Zotten sammeln, gehen sie in eigentliche Kanäle, wirkliche Chylusgefässe mit Klappen über. In jede Zotte tritt eine Arterie ein, die sich an der Spitze derselben in ein reiches Kapillarnetz auflöst, welches in eine abführende Vene übergeht. Nach Brücke's Entdeckung besitzt jede Zotte glatte Muskelfasern, welche parallel der Längsrichtung der Zotte gestellt sind, und deren Kontraktion die Zotte verkürzt und verbreitert.

Das Bindegewebe der Zotten wird durch ein Endothelhäutchen zusammengehalten, auf dem das Cylinderepithel aufsitzt. Die Zellen dieses Epithels haben eine eigne Membran, einen Kern und ein fein granulirtes Protoplasma. Die freie, der Darmhöhle zugekehrte Wand dieser Zellen stellt, wie zuerst Henle beobachtet hat, einen hellen Saum dar, in dem Kölliker und Funke eine feine Streifung sahen, die sie als den Ausdruck von Porenkanälen deuteten, während es nach Brettauer und Steinach feine Stäbchen sind, die aus der Zelle hervorragen, ähnlich den Flimmerhaaren der Flimmerzellen (zwei neuere Untersucher, Thanhoffer und Fortunatow, erklären denn auch die feinen Streifen für den Ausdruck von Flimmerhaaren, demnach die Zellen für Flimmerzellen und wollen in einigen Fällen selbst schwingende Bewegungen derselben gesehen haben; weiteres bleibt noch abzuwarten). Für die physiologische Betrachtung wird es genügen, festzuhalten, dass diese Epithelzellen vom Darmlumen nicht durch eine Membran abgeschlossen sind, sondern durch gewissermaassen kapillare Wege mit demselben kommuniziren.

Das zugespitzte Ende der Epithelzellen, mit dem sie auf der Zotte aufsitzen, besitzt fadenförmige Fortsätze, welche mit dem Bindegewebskanalsystem (s. unten) der Zotte und weiterhin mit dem centralen Chylusgefäss kommunizirt (Heidenhain). Auf diese Weise würde eine direkte Verbindung zwischen den Epithelzellen und dem centralen Chylusraum der Zotte vorhanden sein (die Angabe über diesen direkten Weg wird indess vielfach bestritten).

Zwischen den Cylinderzellen sind noch hie und da becherförmige Zellen, die als „Becherzellen" bezeichnet werden, gesehen worden, welche nur die Bedeutung von Schleimzellen besitzen, ohne zur Resorption irgendwie in nachweisbarer Beziehung zu stehen.

Resorption der Fette. Das Fett, das aus dem Magen in grossen Tropfen in den Dünndarm gelangt, wird dort zum grössten Theile resorbirt, denn im Dickdarm findet man es nur in Spuren. Genauer kann man sich davon überzeugen, wenn man in den Dünndarm eines Hundes, den man kurz vor seinem Uebergange in den Dickdarm unterbunden hat, eine abgemessene Menge von Neutralfett injizirt; nach zwei Stunden ist der grösste Theil des Fettes aus dem Darm verschwunden. Macht man den gleichen Versuch bei verschiedenen Hunden und untersucht die restirenden Mengen des Fettes im Dünndarm in verschiedenen

durchaus nicht die Vorstellung erwecken, als ob in der That die Resorption im Darmkanal ein einfacher Filtrationsakt sei).

Ebenso wie auf die Verdauung selbst, so ist auch für die Resorption die Peristaltik des Darmes von grosser Bedeutung, denn durch diese Bewegungen werden immer neue, gelöste Substanzen mit der Darmwand in Berührung gebracht, wo sie resorbirt werden, während die unresorbirbaren Theile fortgeschafft werden. Indess darf, wie schon oben bemerkt, die Grösse dieser Bewegungen über eine gewisse Grenze nicht steigen.

Die Untersuchung über die Resorption im Darmkanal wird nach zwei Methoden ausgeführt: 1) werden in abgebundene Darmschlingen Peptone, Zucker oder Salze in bestimmter Menge injizirt und wird nach mehreren Stunden der Inhalt der Schlinge quantitativ bestimmt; 2) wird der Inhalt der Blut- und Chylusgefässe vor und während, resp. nach der Resorption auf die resorbirten Substanzen untersucht. Die zweite Methode kann auch darüber Aufschluss geben, ob die Resorption durch die Blut- oder Chylusgefässe vor sich gegangen ist.

Resorption in der Mundhöhle und in dem Magen.

Bei dem kurzen Aufenthalt und den geringen Veränderungen, welche die Speisen in der Mundhöhle erfahren, findet wohl kaum eine Resorption in letzterer statt. Dagegen beginnt schon im Magen, dessen Inhalt bedeutendere Veränderungen erfährt und sich länger in demselben aufhält, eine theilweise Resorption. Unterbindet man den Pylorus und spritzt in den Magen Wasser ein, so ist nach einiger Zeit eine Menge des Wassers aus dem Magen verschwunden, was nur durch Resorption geschehen sein kann. Ebenso werden Traubenzucker und Peptone, aber nur in sehr geringen Mengen, resorbirt (Tappeiner).

Die Geschwindigkeit der Magenresorption ist bei verschiedenen Thieren sehr verschieden. Bringt man in den Magen eines Pferdes, dessen Pylorus unterbunden wurde, eine Giftlösung, so treten Vergiftungserscheinungen erst nach vielen Stunden auf, während der gleiche Versuch, bei einem Hunde ausgeführt, sehr bald Vergiftungserscheinungen hervorruft (Bouley). Von Bedeutung ist auch die Natur der zu resorbirenden Flüssigkeit: Strychnin in alkoholischer Lösung führt früher zur Vergiftung, als wenn es in Salzsäure gelöst ist.

Resorption im Dünndarm.

Der Hauptort für die Resorption der verdauten Speisen ist jedenfalls der Dünndarm, worauf einmal die Anwesenheit von so reichlichen Verdauungssäften, die alle Arten von Nahrungsstoffen zu verändern vermögen, und zweitens die durch die Falten und Zotten vielfach vergrösserte

Zeiten nach der Injektion, so findet man, dass die Menge des resorbirten Fettes im Dünndarm mit der Zeit der Verdauung desselben zunimmt. In gleicher Weise nimmt die Menge des resorbirten Fettes mit der injizirten Menge zu, doch hat die Aufnahme, wie die Untersuchungen von BOUSSINGAULT an Enten und die von LENZ an Katzen und Hunden lehren, eine bestimmte Grenze, welche nicht überschritten werden kann.

Es giebt also gewissermaassen ein Fett-Resorptionsmaximum, das bei verschiedenen Thiergattungen sehr verschieden ist, und das bei den einzelnen Individuen in einem bestimmten Verhältniss zum Körpergewicht steht. Uebersteigt die Einfuhr von Fett in den Darmkanal dieses Resorptionsmaximum, so wird dasselbe unbenutzt mit den Exkrementen wieder ausgeschieden. Nach den Bestimmungen von LENZ resorbirt ein kg Katze stündlich ca. 0·6 Gramm Fett, junge Katzen resorbiren etwas mehr, im Mittel 0·92 Gramm in der Stunde; nach BIDDER und SCHMIDT ein kg Hund 0·465 Gramm. BOUSSINGAULT's Enten verbrauchten stündlich ca. 0·8 Gramm Fett.

Mechanik der Fettresorption. Wie oben auseinandergesetzt worden ist, hat der Eintritt der Galle in den Dünndarm zur Folge, dass die dort aus dem Magen angelangten Fette zum Theil verseift werden, allein deshalb, weil die mit der Nahrung eingenommenen Fette niemals neutral, sondern stets sauer reagiren in Folge ihres Gehalts an freien Fettsäuren. Diese Seifen besitzen nun in hohem Grade die Fähigkeit, Neutralfette zu emulgiren, d. h. in feinste Tröpfchen zu zertheilen und in diesem feinvertheilten Zustande zu erhalten. Hierzu bedarf es, wie GAD gezeigt hat, keiner mechanischen Gewalt, sondern es bildet sich diese Emulsion sehr rasch im Moment, wo saures Fett mit Alkali (dünne Sodalösung) in Berührung gebracht wird. Die Ursache dieser Emulsionsbildung liegt darin, dass die entstehende feste Seife sich in der angrenzenden wässrigen Flüssigkeit auflöst und sobald sie mit dem Oel in Berührung gekommen ist, sich an der Grenzfläche von Oel und wässriger Flüssigkeit ausbreitet, wobei die ungelösten Seifentheilchen und anhängende Oelmassen mitgerissen werden. Hierbei werden Oelfäden in die wässrige Flüssigkeit hineingezogen, welche das Bestreben haben, möglichst kleine Oberfläche anzunehmen und kleinere oder grössere Tropfen zu bilden. Dieser Vorgang kehrt periodisch wieder, weil bei der ursprünglichen Ausbreitung wieder frische Oeltheilchen mit der Sodalösung in Berührung gebracht werden. Die abgespaltenen Oeltröpfchen geben die Emulsion, die man bei Betrachtung des ganzen Vorganges in amöbenähnlicher Bewegung als Milch von dem Oeltropfen ausstrahlen sieht. Die Bildung dieser Emulsion hängt ab (abgesehen von freier Fettsäure und einem bestimmten Alkaligehalte der umgebenden Flüssigkeit) von der Zähigkeit des Oeles und der Löslichkeit der gebildeten Seife in der

angrenzenden Flüssigkeit: zu grosse, wie zu geringe Zähigkeit des Oeles, nicht minder zu grosse oder zu geringe Löslichkeit der Seife in der umgebenden Flüssigkeit hindern die Emulsionsbildung (G. Quincke)[1]. Mittlere Zähigkeit des Oeles und mittlere Geschwindigkeit der Seifenlösung geben die beste Emulsion. Weitere Versuche haben gelehrt, dass die Galle die festen Seifen aufzulösen im Stande ist, worin ihre weitere Bedeutung für die Emulsion der Neutralfette liegt sowie für deren Resorption, welch' letztere ohne diese feine Vertheilung des Fettes nicht möglich zu sein scheint.

Dass die Galle von Bedeutung für die Fettresorption sein muss, folgt aus der Beobachtung, dass Hunde, deren Galle durch eine Gallenfistel vom Darme ausgeschaltet wird, bis sieben Mal weniger Fett resorbirt hatten, als normale Hunde (Bidder und Schmidt). Dass dieses Fett als Neutralfett resorbirt wird, folgert man aus der Thatsache, dass während einer Verdauungsperiode die Epithelien der Dünndarmzotten und weiterhin der Chyluswege mit feinsten Fetttröpfchen vollkommen erfüllt sind. So lange das Neutralfett, ohne besondere Vorbereitung, resorbirt werden sollte, musste man in der mit Wasser durchtränkten Darmwand ein Hinderniss für dessen Aufnahme sehen. Sobald dies Fett aber in einer Emulsion im Darm vorhanden ist, deren einzelne Tröpfchen von Seifenhüllen umgeben sind, erscheinen die Schwierigkeiten für die Resorption geringer; um so mehr als A. v. Wistinghausen gezeigt hat, dass in Diffusionsversuchen, in welchen auf der einen Seite der Membran (Dünndarmschleimhaut) Wasser, auf der anderen durch Galle emulgirtes Fett vorhanden war, nach einigen Stunden ziemlich viel Fett die Membran passirt hatte, während von nicht emulgirtem Fette in derselben Zeit nichts durch die Membran gewandert war.[2]

Das Fett gelangt nun wahrscheinlich in folgender Weise in die Epithelzellen: Jedes feinste Fetttröpfchen ist von einer Seifenhülle umgeben; wenn die Zotten sich nun mit dem flüssigen Darminhalte imbibiren, so steigen auch jene Fetttröpfchen durch Kapillarkraft in den Porenkanälen in die Höhe und erreichen so den Leib der Zelle. Es würde sich hiergegen nur einwenden lassen, dass andere Partikelchen von eben solcher Grösse wie Fetttröpfchen, z. B. Kohlenpulver, Karmin- und Indigopulver, wie sie für diesen Zweck von Donders, Moleschott und Marfels in den Darm gebracht worden sind, nicht ebenso in die Epithelzellen aufgenommen werden. Hierher gehört auch der Versuch

[1] Ueber Emulsionsbildung und den Einfluss der Galle bei der Verdauung. Pflüger's Archiv. 1879. Bd. 19. S. 129.

[2] C. A. v. Wistinghausen's Endosmotische Versuche über die Betheiligung der Galle bei der Absorption der neutralen Fette. Reichert u. Du Bois-Reymond's Archiv. 1873. S. 137.

von Funke, der ein Oel (Stearin), das bei Körpertemperatur fest ist, fein emulgirt in eine abgebundene Darmschlinge gebracht hatte. Nach Verlauf einer oder mehrerer Stunden war kein einziges dieser Fettkügelchen in den Epithelzellen zu finden. Das würde darauf hindeuten, dass das zu resorbirende Fett durchaus Tropfenform haben muss, sodass die Fetttröpfchen, deren Durchmesser immer noch grösser sein dürfte, als der eines Porenkanales, ihre Gestalt verändern können, um, fadenförmig in die Länge gezogen, sich dem Kanale anzupassen und denselben in dieser Form zu passiren. Ist der Widerstand, den die Enge des Kanales bietet, überwunden, so hindert sie nichts mehr in ihre ursprüngliche Gleichgewichtslage, die Tropfenform, zurückzukehren, in der man sie in den Epithelzellen wirklich wiederfindet. Diese Vorstellung würde auch erklären, weshalb noch niemals, trotz vielfacher auf diesen Punkt gerichteter Untersuchung, solche kleinste Tröpfchen zwischen den Stäbchen des Streifensaumes gesehen worden sind, und ferner, weshalb in allen den mit festen Partikelchen gemachten Versuchen, in denen diese Partikelchen sicher nicht grösser waren als die Fetttröpfchen, ein Uebergang derselben in die Epithelzellen nicht beobachtet worden ist.

Den centralen Chylusraum der Zotte erreicht das Fett in folgender Weise. Nach Brücke's Entdeckung wird während der Verdauung die Zotte durch die Thätigkeit ihrer Muskeln periodisch kontrahirt und auf diese Weise der centrale Chylusraum in die weiteren Chylusgefässe entleert. Wenn sich die Zotte in Folge des Nachlasses der Kontraktion der Muskelfasern, unterstützt von dem Einfliessen des Blutes in die Blutkapillaren, wieder ausdehnt, so muss in dem centralen Chylusraum der Druck geringer sein, als in den anstossenden Kanälen; es wird also auf diese Weise eine Ansaugung nach dem Chylusgefäss der Zotte stattfinden müssen aus allen Kanälen, die mit demselben kommuniziren, also auch aus den Epithelzellen, deren direkte Verbindung mit dem Zottenraum wahrscheinlich ist (s. oben S. 159). Nun ist aber verständlich, dass die einmalige Ansaugung von Seiten der Zotte ein in der Epithelzelle gelegenes Fetttröpfchen nicht sofort bis in den centralen Zottenraum hineinbefördert, sondern dass das Fetttröpfchen nach jeder Ansaugung nur einen kleinen Theil des Weges zurücklegt, um nach und nach in den centralen Zottenraum zu gelangen. Die Thatsache, dass die Chylusgefässe während einer Verdauungsperiode sehr reich an Neutralfett sind, beweist, dass der grösste Theil des resorbirten Neutralfettes in der That seinen Weg in die Chylusgefässe genommen hat. Aber auch das Pfortaderblut enthält während der Verdauung geringe Mengen von Fett, sodass auch Spuren von Fett, das im Zottenparenchym angekommen ist, dort von den Blutkapillaren aufgenommen worden sind.

Ohne Zweifel wird die Galle in ihrer emulsiven Fähigkeit in sehr ausgiebiger Weise durch den pankreatischen Saft unterstützt, welcher unter Anderem durch seine Fett spaltende Wirksamkeit stets für die Anwesenheit von freien Fettsäuren sorgt.

Um einen weiteren Einblick in die Diffusionsverhältnisse des emulgirten Fettes zu gewinnen, hatte v. Wistinghausen folgenden Versuch angestellt: Zwei gläserne Kapillarröhrchen werden in Oel gestellt, nachdem das eine vorher mit Wasser, das andere mit Galle benetzt worden war; in dem zweiten Röhrchen war das Oel sechsmal so hoch gestiegen, als in dem ersten. Doch gab eine Wiederholung dieses Versuches das entgegengesetzte Resultat (G. Quincke).

Resorption der Eiweisskörper. Die Eiweisskörper, die im Magen und Dünndarm in Peptone umgewandelt werden, müssen im Dünndarm resorbirt worden sein, da sowohl sie selbst, als auch unverändertes Eiweiss nur in geringer Menge im Dickdarm gefunden werden. Funke brachte künstlich hergestellte Eiweisspeptone in abgebundene Darmschlingen von Kaninchen und fand, wenn er die Thiere 2—6 Stunden nach der Injektion getödtet hatte, um die rückständige Peptonmenge mit der injizirten zu vergleichen: 1) dass um so mehr resorbirt wird, je konzentrirter die Peptonlösung ist; 2) dass die Resorption mit der Zeit abnimmt, also am Anfange am lebhaftesten ist; 3) dass der Zusatz von Säuren die Resorptionsgrösse herabsetzt, der Zusatz von Alkalien sie erhöht.

Man könnte, gleichwie beim Fett, die resorbirte Peptonmenge durch Untersuchung des Pfortaderblutes und des Inhaltes der Chylusgefässe zu bestimmen versuchen; indess sind dieselben auffallenderweise im Chylus garnicht und im Blute nur in geringen Mengen anzutreffen (Schmidt-Mülheim); hingegen findet man sie regelmässig in der Magen- und Dünndarmschleimhaut (Hofmeister); man muss deshalb annehmen, dass die Peptone während ihrer Resorption wieder verändert werden. Dass aber überhaupt Peptone als solche resorbirt werden, folgt aus jenem Versuche, in welchem die Eiweissnahrung eines jungen Hundes während 18 Tagen durch reine Peptone ersetzt worden war: das Thier hatte in dieser Zeit um 501 Gramm zugenommen (Plosz).

Andererseits sollen nach Brücke auch Eiweisse unverändert resorbirt werden und zwar als Acidalbumin, das sich mit Hülfe der Alkalien im Dünndarm wieder gelöst hat.

Auch die Resorption von Eiweissen im Dünndarm hat eine Grenze, die bei verschiedenen Individuen verschieden gross ist; alles Eiweiss, das diese Grenze überschreitet, wird nicht resorbirt, sondern mit den Exkrementen ausgestossen.

Resorption der Kohlehydrate. Der Zuckergehalt des Chylus erscheint nach beliebiger Nahrung, sowie im Hunger etwa gleich gross, sodass derselbe nicht aus dem Darme, sondern aus der Lymphe zu stammen scheint; doch findet man nach Zuckernahrung Spuren von

Milchsäure im Chylus. Dagegen wird das Pfortaderblut während der Verdauung von Kohlehydraten reich an Zucker (v. Mering). Ebenso findet man nach Genuss von Rohrzucker in der Pfortader diesen Zucker wieder, welcher weiterhin in Trauben- und Fruchtzucker übergeht (Drosdoff).

Funke hat über die Resorption des Zuckers Versuche gleich denen über die Resorption der Eiweisse angestellt. Nach zwei Stunden waren von dem Zucker bis 96% verschwunden; so waren von 0·459 Gramm Zucker nach fünf Stunden nur 0·016 Gramm in der Darmschlinge zurückgeblieben. Ein ausgeschnittenes Darmstück, das mit Zuckerlösung gefüllt und geschlossen war, wurde in eine gewogene Wassermenge oder in eine Eiweisslösung von der Konzentration des Blutserums versenkt: nach 6—12 Stunden waren konstant bis 68% in die äussere Flüssigkeit übergetreten, die 2—3fache Menge, wenn die äussere Flüssigkeit die Eiweisslösung war; dagegen waren aus der letzteren ebenso konstant gewisse Eiweissmengen in den Darm übergetreten.

Resorption der anorganischen Substanzen. Wasser kann in unbeschränkter Menge im Darme resorbirt werden. Nicht in gleicher unbeschränkter Menge können Salzlösungen aufgenommen werden, schon nach 1—2 Wassergläsern von Kochsalzlösung stellt sich Magendrücken ein und verbietet den weiteren Genuss desselben. Krug hat Diffusionsversuche angestellt, in denen auf der einen Seite der thierischen Membran eine Salzlösung, auf der andern eine Eiweisslösung von der Konzentration des Blutserums (7%) sich befand. Wurde ein Salz von geringem endosmotischem Aequivalent gewählt, so überwog jedesmal der zum Eiweiss gehende Wasserstrom; war hingegen das Salz, wie z. B. Glaubersalz, von hohem endosmotischem Aequivalent, so überwog im Gegentheil der Wasserstrom vom Eiweiss zum Salz.

Ueber die Resorption der verschiedenen anorganischen Verbindungen ist nur bekannt, was Funke vom Verhalten des Kochsalzes ermittelt hat. Die Versuche wurden an Kaninchen, ebenso wie die über Resorption der Eiweisse und des Zuckers, angestellt. Es ergaben sich dieselben Beziehungen: die resorbirte Menge wächst mit der Konzentration des Kochsalzes und die Resorption ist in der ersten Periode am lebhaftesten und wird hinterher geringer.

Mechanik der Resorption. Die gelösten Nahrungsstoffe des Dünndarminhaltes, wie Peptone, Eiweisse, Zucker und Salze, werden je nach ihrem Quellungsquotienten, und je nachdem die Gegenwart des einen Körpers auf den Quotienten des andern modifizirend einwirkt (s. S. 157), von den Zotten aufgenommen, welche sich mit diesen Stoffen imbibiren und dadurch an Umfang zunehmen. In dem Leib der Zotte befinden sich die imbibirten Stoffe zunächst den Anfängen der Chylusgefässe und den Blutgefässen, in welche sie je nach ihrer Beschaffenheit

eintreten. Der Zucker, welcher als solcher im Pfortaderblute, in seinen Zersetzungsprodukten (Milchsäure) auch im Chylus, zu finden ist, wird augenscheinlich von den Blut- und Chylusgefässen aufgenommen; ob auch die Peptone an diesen beiden Stellen zur Resorption gelangen, ist nach dem oben Gesagten zu beurtheilen. Die Salze werden bei ihrem geringen endosmotischen Aequivalent wahrscheinlich hauptsächlich von den Blutgefässen aufgenommen. Die Resorption in die Blutgefässe geschieht durch die Kapillaren und die kleinsten Venen, in denen der Druck ein sehr niedriger ist, nicht in den kleinen Arterien, deren hoher Druck der Resorption nicht förderlich sein kann.

Resorption im Dickdarm.

Bei der normalen Resorption pflegt der eigentlich resorptionsfähige Theil des Darminhaltes zum grössten Theile schon im Dünndarm resorbirt zu werden; im Dickdarm werden nur noch grössere oder geringere Wassermengen resorbirt, durch deren Abgabe der Dickdarminhalt an Konsistenz gewinnt. Der Dickdarm besitzt aber an sich ebenfalls die Fähigkeit, Eiweisse, resp. Peptone, zu resorbiren, wie aus LEUBE's Untersuchungen hervorgeht. Wenn man nämlich nach LEUBE klein gehacktes Fleisch mit Pankreasinfus versetzt und dies Gemisch („Nahrungsklystier") per anum in den Dickdarm injizirt, so werden nachweisbare Mengen dieses Ernährungsmateriales aufgenommen, denn der Stickstoffgehalt des Individuums nimmt, wenn es sich im Zustande des Stickstoffhungers (s. unten) befindet, bedeutend zu.

Ein Zusatz von Fett zu diesem Präparat beeinträchtigt nicht nur nicht die Resorption, sondern das Fett wird auch, wenn es nicht ca. $^1/_6$ des eingespritzten Fleischquantums übersteigt, vollständig verdaut. Dagegen ruft der Zusatz von Amylum, das unter dem Einflusse des Pankreas in Zucker umgesetzt wird, leicht Diarrhöe hervor.

Die Aufnahme des Eiweisses aus dem Fleische geschieht wahrscheinlich zum grössten Theil als Pepton, in das es durch das miteingespritzte Pankreasinfus umgewandelt werden kann, und das, seinem endosmotischen Aequivalent nach nicht schwer resorbirbar ist, zum geringsten Theil wohl als Eiweiss selbst.

Diese Nahrungsklystiere sind von grosser therapeutischer Bedeutung für den Fall, dass aus irgend einem Grunde die Ernährung vom Magen aus unmöglich geworden ist.

Schon früher hatten VOIT und BAUER gefunden, dass in's Rectum injizirte Peptonlösungen zur Resorption gelangten, denn an dem Tage der Injektion zeigten Hunde, die bisher gehungert hatten, eine beträchtliche Zunahme der Harnstoffausscheidung.

Resorption der Verdauungssäfte. Die Menge der Verdauungssäfte, welche täglich in den Verdauungskanal ergossen werden, schätzen Bidder und Schmidt auf 14 Kilogramm mit ca. $3^0/_0$ an festen Bestandtheilen. Diese Flüssigkeiten werden wahrscheinlich zum grössten Theile wieder resorbirt und durchlaufen so einen „intermediären Kreislauf" im Digestionskanal. Was den Verbleib der wesentlichen Bestandtheile der Verdauungssäfte betrifft, so ist darüber wenig bekannt. Ein wenig Diastase wird in den Exkrementen gefunden, vom Pepsin lässt sich angeben, dass es wahrscheinlich im Magen oder dem Dünndarme resorbirt wird, da Brücke dasselbe im Muskel und dem Harn aufgefunden hat. Besser bekannt sind die weiteren Schicksale der Galle, insbesondere der Gallensäuren und des Farbstoffes. Während im Dünndarme sich immer noch unveränderte Galle nachweisen lässt, findet man im Dickdarme nur Zersetzungsprodukte derselben, nämlich Cholalsäure, Dyslysin, Cholestearin und einen veränderten Farbstoff (Bilihumin), der die Orangefarbe des Dünndarminhaltes in die braune Färbung des Dickdarminhaltes verwandelt hat und nicht die Gmelin'sche Reaktion giebt; dagegen findet man niemals Taurin, Glycin oder Taurocholsäure (Hoppe-Seyler). Die Galle erleidet demnach im Darme Umwandlungen, welche zwar schon im untersten Theile des Dünndarmes beginnen, aber erst im Dickdarme vollständig werden. Die Reste von Gallenbestandtheilen, die man im Dickdarme vorfindet, entsprechen aber durchaus nicht der ganzen in den Darm ergossenen Galle, vielmehr sollen $^7/_8$ davon wieder resorbirt werden, während nur $^1/_8$ mit den Exkrementen den Darm verlässt (Bidder und Schmidt).

Ob diese resorbirten Gallenmengen in unverändertem Zustande in's Blut gelangen, ist nicht bekannt.

Anhang.

Die Exkremente und deren Entleerung.

Der Inhalt des Darmkanales wird durch allmälige Resorption seiner gelösten Bestandtheile namentlich im Dünndarme, aber auch noch im Dickdarme vollständig verändert. Im Rectum findet man die Reste desselben, welche im Wesentlichen alle diejenigen Stoffe enthalten, die an sich unlöslich sind oder aus irgend einem anderen Grunde nicht zur Lösung und Resorption gebracht werden konnten. Man nennt diese Massen, den Inhalt des Rectums, die Exkremente, Faeces, die normal stets saure Reaktion, eine braune Färbung und einen meist unangenehmen Geruch besitzen; ihr Wassergehalt beträgt noch immerhin ca. $75^0/_0$.

Die Exkremente bestehen: 1) aus den unverdaulichen Resten des Fleisches, als Sehnen, Bindegewebe, Gefässen u. s. w.; den unverdaulichen

Resten der Vegetabilien, wie Cellulose, Harze u. dgl.; 2) aus den Resten der Verdauungssäfte u. A., wie Gallenfarbstoff, Gallensäuren, Buttersäure, Essigsäure, Cholestearin, Kalkseifen, freien Fettsäuren, phosphorsauren und schwefelsauren Erden (HOPPE-SEYLER) sowie Spuren von Phenol und reichlich Skatol (L. BRIEGER); 3) aus den Resten von unveränderten Nahrungsmitteln, wie Muskelfasern, bei Milchnahrung Reste von Milchklumpen (Kaseïn und Fett), Pflanzenzellen, Stärke u. A., da, wie es scheint, stets mehr Nahrung aufgenommen wird, als im Darmkanal verwendet werden kann.

Bei Säuglingen, deren Exkremente durch Gallenfarbstoff normal hellbraun gefärbt sind, verändert sich diese Farbe schon bei geringen Digestionsstörungen in Grün; die Ursache dieser Veränderung ist unbekannt.

Die Mengen von Exkrementen, welche in 24 Stunden entleert werden, müssen nach der Qualität und Quantität der täglichen Nahrung ausserordentlich schwanken. Bei einer ausreichenden Ernährung, in der das Verdauungsmaterial möglichst ausgenutzt wird, werden nach BISCHOFF und VOIT Exkremente ausgeschieden, welche nur geringste Reste unverdauter Stoffe enthalten. Bei reiner Fleischkost (täglich 500—2500 Gramm) giebt ein Hund in 24 Stunden 27—40 Gramm zäher, pechschwarzer Exkremente mit 12 Gramm festen Bestandtheilen. Nach Brodfütterungen werden sehr grosse Mengen von Exkrementen entleert, an festen Bestandtheilen betragen sie $^1/_8$—$^1/_6$ von denen der Einnahmen. In den Exkrementen findet sich viel unverdaute Stärke. Der Zusatz von Fett, Stärke oder Zucker zur Fleischnahrung ändert das Verhältniss der Menge von ausgeschiedenen Exkrementen nicht gegen die bei reiner Fleischnahrung. Stärke, der Fleischnahrung zugesetzt, vermehrt die Exkrementmengen, in denen man, wie nach Brodfütterung, unverdaute Stärke vorfindet. Reiner Zucker, dem Fleische beigemischt, erzeugt leicht Durchfälle; in den dünnflüssigen Entleerungen findet man Zucker. Zusatz von Leim zum Fleisch vermehrt die Exkrementmenge nicht.

Entleerung der Exkremente (Defäkation). Die Exkremente werden durch die peristaltischen Bewegungen des Dickdarmes, resp. des Rectums, weiter befördert, um nach Erschlaffung des willkürlichen Sphincter ani externus ausgestossen zu werden. Die Exkremente selbst geben wahrscheinlich den Reiz ab für die Entstehung der peristaltischen Bewegungen und erzeugen durch die Ausdehnung des Mastdarmes den Drang zur Stuhlentleerung. Die Peristaltik des Rectums reicht zur Defäkation immer nur dann aus, wenn die Exkremente weich genug sind; sind sie aber konsistenter, so tritt die willkürliche Thätigkeit der Bauchpresse hinzu, durch welche die Bauchhöhle verengert und die Fortschaffung gefördert wird. Doch kann die Bauchpresse nur dann wirksam

sein, wenn das Rectum und das S romanum gefüllt sind, denn auf den Inhalt des Rectums allein kann die Bauchpresse nicht wirken, da das Rectum grösstentheils ausserhalb der Bauchhöhle liegt; auf das S romanum kann eine Wirkung zwar ausgeübt werden, aber eine Fortbewegung seines Inhaltes wird nicht stattfinden, weil der Druck die Wände des Darmes gegen einander presst und so den Inhalt vom Rectum absperrt.

2. Die interstitielle Resorption.

Man versteht unter „interstitieller Resorption" die Aufnahme von Flüssigkeiten in das Blut in den Interstitien der Gewebe. Unter physiologischen Verhältnissen handelt es sich hierbei stets nur um die Aufsaugung der Flüssigkeiten, welche sich in den Parenchymen der Organe befinden. Künstlich wird eine interstitielle Resorption dann hervorgerufen, wenn man Flüssigkeiten in das Parenchym von Organen (Haut, Muskel u. s. w.) injizirt, indem eine fein zugespitzte und geschärfte Kanüle (Stichkanüle) in sie eingestossen wird (auf der interstitiellen Resorption beruht so die Methode, durch „subkutane oder hypodermatische Injektionen" dem Körper gelöste Substanzen einzuverleiben).

Die interstitielle Resorption findet auf zwei Wegen statt, sowohl durch die Blutgefässe, als durch die Lymphgefässe, wie aus den oben (S. 156) mitgetheilten Versuchen von Magendie hervorgeht. Der Strom, welcher aus den Geweben direkt in das Blut fliesst, ist aller Wahrscheinlichkeit nach ein Diffusionsstrom, der weiterhin noch näher betrachtet werden soll. Hier handelt es sich wesentlich um die Frage nach der Aufsaugung durch die Lymphgefässe, deren Beantwortung vollständig mit der anatomischen Untersuchung der Anfänge der Lymphgefässe zusammenfällt.

Die Wurzeln der Lymphgefässe. Die Wurzeln der Lymphgefässe befinden sich in dem Bindegewebe, das überall zwischen den Gewebselementen verbreitet ist, und zwar sind es die kanalartigen „Lücken" zwischen den sich kreuzenden Bindegewebszügen selbst, welche netzförmig mit einander anastomosiren (Ludwig, Tomsa, His u. A.); sie sind zwar wandungslos, besitzen aber ein Epithel aus polygonalen, kernhaltigen Zellen, deren Kontouren sich durch Silbernitrat schwarz färben (v. Recklinghausen). Virchow verlegte die Wurzeln der Lymphgefässe in die Interstitien des Bindegewebes selbst, indem er angab, dass die Bindegewebskörperchen, welche selbst hohl wären, durch ihre Ausläufer mit einander sowohl, als mit den „Lücken" kommuniziren und die Anfänge der Lymphgefässe darstellen. Weiterhin hat v. Recklinghausen

gefunden, dass in der Grundsubstanz des Bindegewebes Spalten vorhanden sind, die er „Saftkanälchen“ nennt, welche mit jenen Lücken in Verbindung stehen und die eigentlichen Wurzeln der Lymphgefässe darstellen. VIRCHOW's sternförmige Bindegewebskörperchen aber liegen wandständig innerhalb dieser Saftbahnen.

Da nun die Lymphgefässe mit ihren Wurzeln überall in den Geweben vorhanden sind, so befindet sich die Parenchymflüssigkeit oder eine mit Stichkanüle injizirte Flüssigkeit immer schon in den Anfängen der Lymphgefässe, aus denen sie unter dem Einflusse des Blutdruckes (s. unter Lymphbewegung unten) fortgeschafft wird.

Genauer bekannt ist die interstitielle Resorption in den Sehnen und Fascien. Dieselben besitzen ein doppeltes lymphatisches Kanalsystem, die beide mit einander in Verbindung stehen: das äussere auf der der Haut und das innere auf der dem Muskel zugewandten Seite. In injizirtem Zustande erscheinen die Lymphgefässe an der inneren Seite als Streifen, die den Fibrillenbündeln entlang laufen und nur selten durch Querstreifen verbunden sind, während das äussere Netz strickleiterartige Bildungen aufweist (die Längsstreifen sind durch Querstreifen verbunden). Diese Lymphgefässnetze lassen sich auch natürlich injiziren, wenn man eine Aponeurose über die weite Mündung eines Trichters spannt, einige Tropfen Injektionsmasse (Alkaninlösung) auf ihre nach oben gerichtete Muskelfläche tropft und durch rythmisch wiederholtes Saugen von der engen Oeffnung des Trichters her die Luft innerhalb des Trichters periodisch wiederkehrend verdünnt. So füllt sich das innere Lymphgefässnetz, von dem aus die Füllung in das äussere Netz und endlich zu den gröberen Lymphgefässen fliesst (LUDWIG und SCHWEIGGER-SEYDEL, GENERSICH).

Um den Einfluss der Muskelbewegungen auf die Resorption zu ermitteln, wurde durch den ganzen Hintertheil eines eben getödteten Hundes defibrinirtes Blut geleitet und die Menge von Lymphe bestimmt, welche in bestimmter Zeit aus dem Duct. thoracicus ausfloss, sowohl wenn die Glieder bewegt wurden als wenn sie in Unthätigkeit blieben. Jedesmal nahm nun in Folge der Bewegung die abgeflossene Lymphmenge bedeutend zu, und zwar handelt es sich, da passive Bewegungen denselben Erfolg haben, um gesteigerte Resorption von schon vorhandener, nicht sowohl um Bildung neuer Lymphe (GENERSICH).

Dieser Einfluss der Muskelbewegungen auf die Resorption der Lymphe erklärt die Thatsache, dass gelähmte Glieder häufig „wassersüchtig“ (hydropisch) werden; während nämlich die Lymphbildung ungestört fortdauert, ist die Resorption derselben durch den Ausfall der Bewegungen beträchtlich verringert, ein Missverhältniss, das sich durch passive Bewegungen des Gliedes würde reguliren lassen.

In dem Peritoneum finden sich, wie v. RECKLINGHAUSEN ge-

funden hat, freie Oeffnungen, durch welche die Lymphgefässe, zunächst die des Centrum tendineum des Zwerchfelles der peritonealen Seite, mit der Bauchhöhle kommuniziren. Die Oeffnungen sind doppelt so gross, wie rothe Blutkörperchen. Durch diese Oeffnungen konnte nun v. Recklinghausen die Lymphgefässe natürlich injiziren, indem er das Zwerchfell eines eben getödteten Kaninchens über ein Glasrohr so spannte, dass die peritoneale Seite des Centrum tendineum nach der offenen Seite des Glasrohres schaute. Als nun das Glasrohr mit Milch gefüllt war und durch abwechselndes Steigen und Wiederaufrichten des Glasrohres der Druck auf das Zwerchfell variirt wurde, so füllten sich sehr bald die Lymphgefässe mit den Milchkügelchen. Die Lymphgefässe der peritonealen Seite des Zwerchfelles stehen in direkter Verbindung mit denen der Thoraxseite des Zwerchfelles, und Flüssigkeiten können auf diesem Wege von der Bauch- in die Brusthöhle gelangen. Der Eintritt der Flüssigkeiten in die Oeffnungen wird begünstigt durch die Athembewegungen, indem bei jeder Inspiration der Inhalt der Bauchhöhle unter höheren Druck versetzt wird, während der Pleuraraum negativen Druck besitzt.

Eben solche offene Mündungen der Lymphgefässe haben Schweigger-Seydel und Dogiel in dem Peritoneum (Paradorsaler Lymphsack) des Frosches aufgefunden.

Auch in der Pleura findet man Lymphgefässe, welche mit dem Pleuraraum kommuniziren (Dybkowsky). Man unterscheidet ein oberflächliches und ein tief gelegenes Lymphgefässnetz. Das oberflächliche Netz liegt in einer Schicht von lockeren, weitmaschigen Bindegewebsbalken, deren Innenseite von dem Epithel der Pleura bekleidet ist, das sich brückenartig über die Maschen wegspannt. In diesem Epithel bleiben Lücken, welche zu den Lymphräumen führen, die demnach zwischen dem eigentlichen Bindegewebe der Serosa und dem Epithel liegen.

Eine Resorption von flüssigen (und feinkörnigen) Stoffen kann nur während der Inspiration stattfinden, wo die Lymphgefässe klaffen, aber nicht während der Exspiration, da die Lymphräume verschwinden, indem die Innen- und Aussenwandung sich einander nähern.

3. Die Resorption durch die Haut.

Dass die Haut im Stande ist, Gase durchzulassen, ist schon oben bemerkt (s. S. 95). Es können aber nicht allein Sauerstoff und Kohlensäure, wie es physiologisch geschieht, die Haut durchdringen, sondern auch tödtlich wirkende Gase, wie Kohlenoxyd und Blausäure; ebenso Schwefelwasserstoffgas, dessen Anwesenheit im Unterhautbindegewebe sich auf Hautdurchschnitten durch Bleisalze nachweisen lässt. Es folgt daraus

weiter, dass alle diejenigen Substanzen von der Haut aufgenommen werden, welche leicht verdampfen, wie Terpentinöl, Alkohol, Chloroform, Aether u. s. w., die also nicht als Flüssigkeiten, sondern als Dämpfe resorbirt werden. Dass ferner Substanzen durch die Haut treten können, welche sie anätzen, ist selbstverständlich, ebenso selbstverständlich erscheint die Aufnahme von Substanzen, welche in die Haut in Salbenform eingerieben werden und chemische Verbindungen eingehen, welche die Haut ätzen, wie es wahrscheinlich von dem Quecksilber ist, das in der grauen Salbe in die Haut eingerieben sich in ätzendes Sublimat umwandelt (Voit).

Viel schwieriger ist die Beantwortung der namentlich für die Balneotherapie wichtigen Frage, ob Wasser und in Wasser gelöste indifferente Salze, die weder verdampfen, noch die Haut ätzen, zur Resorption gelangen. Krause, der abgeschnittene Hautstücke auf ihr endosmotisches Vermögen prüfte, fand sie für solche indifferente Lösungen vollkommen undurchgängig. Weiterhin wurden im Wesentlichen zwei Wege betreten, auf denen man die Beantwortung jener Frage anstrebte. Man setzte Personen in einfache Wasserbäder und untersuchte, ob man nach dem Bade eine Gewichtszunahme gegen das Gewicht der Person vor dem Bade konstatiren konnte. Oder man setzte sie in Bäder, welche Stoffe in Lösung enthielten, von denen man wusste, dass sie nach ihrer Resorption vom Darm aus sehr schnell in die Ausscheidungen des Blutes, namentlich den Harn, übergehen und dort durch scharfe Reaktionen leicht nachweisbar sind. Die erste Methode kann durchaus keine brauchbaren Resultate geben, weil die Massen, welche gewogen werden, im Vergleich zu den Mengen, die vielleicht aufgenommen werden, viel zu gross sind, um auf hinreichend feinen Waagen gemessen werden zu können. Dagegen verspricht der zweite Weg mehr Erfolg. Man benutzte Bäder von Jodkalium (das reichlich durch den Harn ausgeschiedene Jod ist selbst in Spuren durch Stärkekleister leicht und sicher nachweisbar) und fand in der That bei Personen, welche einige Zeit in einem solchen Bade zugebracht hatten, Jod im Harn. Indessen war möglich, dass das Jod mit der Athmungsluft durch die Lungen in das Blut aus den Mengen gelangt sei, welche von der Oberfläche des Bades langsam verdunsteten. Als die Oberfläche des Bades mit einer undurchdringlichen Oelschicht überzogen wurde, war in dem Harn Jod nicht mehr nachweisbar (Lehmann, Braune).

Endlich wurde noch ein dritter Weg betreten, indem man nämlich den Bädern Substanzen z. Th. Alkaloide zusetzte, deren Anwesenheit im Blute sich jedesmal durch ihre spezifischen Wirkungen auf den Organismus leicht erkennen lassen. Erfahrungsgemäss ist bekannt, dass man sehr intensiv wirkende Gifte, wie Strychnin, Atropin, Curare u. A., auf die Haut tropfen kann, ohne davon irgend welche Wirkungen su sehen.

Indessen ist das kein Beweis gegen ihre Aufnahme, denn da a priori anzunehmen ist, dass die Resorption durch die Haut wegen ihrer verhornten Epidermisschicht eine nur geringe ist, können jene Substanzen immer nur in sehr kleinen Mengen in's Blut aufgenommen werden, und wenn sie bald wieder durch den Harn abgeschieden werden, niemals im Blute sich zu solcher Menge ansammeln, dass sie ihre Wirkung auf den Organismus entfalten könnten.

Neuere Versuche von CHRCZONSCZEWSKY (1870) scheinen nun in der That mehr Erfolg gehabt zu haben. Derselbe brachte den Rumpf lebender geschorner Hunde und Kaninchen in Bäder von starken Giftlösungen aus Nicotin, Strychnin, Atropin u. s. w., nachdem er ihnen vorher die Anal- und Genitalöffnungen verklebt hatte, um eine Resorption von diesen Stellen aus zu vermeiden; der Kopf wurde über dem Bade befestigt und das Bad selbst mit Oel übergossen, um jenen oben erwähnten Fehler zu vermeiden. Jedesmal entstanden nach kurzer Zeit die entsprechenden Vergiftungserscheinungen, zum Beweise, dass eine Aufnahme der Alkaloide durch die unversehrte Haut stattgefunden hat. Wurde dem Badewasser ein Farbstoff, wie Indigkarmin beigemischt, so entleerten die Versuchsthiere nach mehreren Stunden blauen Harn. Auch liess sich gelbes Blutlaugensalz, in dem die Versuchsthiere mehrere Stunden verweilt hatten, in den Hautgefässen nachweisen, wenn ein Eisensalz in die Hohlvene injizirt wurde: der Inhalt der Hautgefässe war dunkelblau. Nach einem Bade von karminsaurem Ammoniak liess sich der Farbstoff auf seinem Wege durch die Haut verfolgen: zuerst findet man den Farbstoff diffus in der Epidermis, dann im Rete Malpighi und den Hautdrüsen, nach längerer Zeit auch im Bindegewebe in bestimmter, den Lymphgefässen entsprechender Anordnung. Endlich brachte derselbe Forscher einen Menschen in ein Sitzbad, dem ein Digitalisinfus zugesetzt war: nach einiger Zeit konnte er an der Person deutlich eine Verlangsamung des Pulses nachweisen.

Ebenso konnte RÖHRIG Jod, das er durch einen Zerstäubungsapparat auf seinen Arm applizirte, nach kurzer Zeit im Harne auffinden.

Alle diese Versuche würden also darthun, dass Flüssigkeiten durch die unversehrte Haut aufgenommen werden können, doch scheint im Allgemeinen eine länger dauernde Einwirkung nöthig zu sein, sodass es immer fraglich bleibt, ob Vollbäder von der gewöhnlichen Zeitdauer hierfür ausreichen.

Was die Art der Aufnahme durch die Haut betrifft, so erscheint es nach der sichtbaren Aufquellung der Epidermis im Bade höchst wahrscheinlich, dass diese Quellung bis in die Cutis reicht, in welcher die durch Kapillarität aufgestiegene Flüssigkeit von den Blut- und interstitiellen Lymphgefässen aufgenommen und dem Blutstrom zugeführt wird.

§ 3. Chylus und Lymphe.

I. Der Chylus.

Unter Chylus versteht man die Flüssigkeit, welche sich während der Verdauung in den Chylusgefässen befindet. Letztere entstehen durch den Zusammenfluss aller jener in den einzelnen Zotten vorhandenen Chyluswurzeln, die sich zu grösseren Stämmen sammeln und den Blutkapillaren gleiche Wandungen bekommen; die Chylusgefässe sind mit Klappen versehen, welche die Richtung ihres Stromes von der Peripherie zum Centrum bestimmen. Sie durchsetzen weiterhin die mesenterialen Lymphdrüsen und sammeln sich endlich in dem Duct. thoracicus, der sich in die linke Vena subclavia ergiesst. In den Duct. thoracicus ergiessen sich aber auch die sämmtlichen Lymphgefässe des Körpers, sodass derselbe den Chylus niemals allein, sondern mit der Körperlymphe (s. unten) vermengt zu enthalten pflegt. Trotzdem verdankt man die Kenntniss der chemischen Zusammensetzung und der sonstigen Charaktere meistentheils der Untersuchung des Inhaltes aus dem Duct. thoracicus, weil die direkt aus den Chylusgefässen aufgenommenen Mengen zur Untersuchung nicht ausreichen. Man führt eine Korrektur dieses unvermeidlichen Fehlers dadurch ein, dass man den Inhalt des Duct. thoracicus während einer Verdauung und im Hungerzustande untersucht und das Resultat dieser beiden Untersuchungen mit einander vergleicht. Da die Chylusgefässe während des Hungerns keinen Chylus enthalten, sondern nur die Darmlymphe, indem sie gleichzeitig als Lymphgefässe des Darmes fungiren, so giebt diese vergleichende Untersuchung das wahrscheinlich richtigste Bild von der Beschaffenheit des Chylus.

Wenn man einem Hunde während einer reichlichen Verdauung die Bauchhöhle öffnet und eine Dünndarmschlinge herauszieht, so sieht man in dem Mesenterium zahlreiche milchweisse Züge, die nichts anderes als die natürlich gefüllten Chylusgefässe sind, woher sie auch ihren Namen der „Milchgefässe“ erhalten haben. Diese weisse Farbe haben sie den zahlreich in ihnen enthaltenen Fetttröpfchen zu verdanken. Der Chylus aus dem Duct. thoracicus ist von milchig-opalisirender, gelblich-weisser Farbe, von etwas salzigem Geschmack und schwach alkalischer Reaktion mit einem spez. Gewicht von 1012—1022. Bringt man einen Tropfen unter das Mikroskop, so unterscheidet man darin folgende morphotische Bestandtheile: 1) Chyluskörperchen, die mit den Lymphkörperchen vollkommen identisch sind; 2) spärliche rothe Blutkörperchen, die man schon in den feinsten Chylusgefässen unterscheiden kann, wenn man das Mesenterium eines chloroformirten jungen Kaninchens unter das Mikroskop legt (Kühne); 3) Fetttröpfchen in sehr grosser Zahl, theils in grösseren Kügelchen, in überwiegender Menge aber staubförmig fein vertheilt.

Kurze Zeit, nachdem der Chylus aus dem Duct. thoracicus entfernt ist, gerinnt er, zum Zeichen, dass alle Fibringeneratoren in demselben vertreten sein müssen, aber das Gerinnsel ist viel lockerer, als das des Blutes, und der Faserstoff löst sich in Salzlösungen leichter als der Blutfasserstoff. Nach Al. Schmidt wird seine Gerinnung durch Zusatz defibriuirten Blutes beschleunigt, also scheint besonders die fibrinoplastische Substanz in demselbem in geringerer Menge, als im Blute vorhanden zu sein. An chemischen Bestandtheilen enthält das Chylusplasma im Allgemeinen dieselben Substanzen wie das Blut, stets nur in geringerer Menge, also: 1) Albumin und Fibrin; 2) Fette und Fettseifen. Das Neutralfett in feinsten Tröpfchen, die mit Seifenhüllen umgeben sind, deren Entstehung in der oben (S. 160 u. 161) angedeuteten Weise zu denken ist; 3) Extraktivstoffe, darunter Zucker, Harnstoff und milchsaure Alkalien; 4) anorganische Salze, Chloralkalien und phosphorsaure Alkalien, 5) Wasser. Die Albumine sind dieselben wie die des Blutes a) ein durch Hitze gerinnbarer Eiweisskörper: b) Natronalbuminat; c) Globulin. Der Zucker bildet einen konstanten Bestandtheil des Chylus, in dem er aber stets nur in sehr geringen Mengen enthalten ist. (Vgl. S. 163.) Der Harnstoff stammt wahrscheinlich aus der Lymphe. Von der Regel, dass im Allgemeinen im Chylusplasma dieselben Substanzen wie im Blute, aber in geringerer Menge, vorhanden sind, ist nur das Fett ausgenommen, dessen Menge im Chylus bedeutend grösser als im Blute ist.

Aenderungen des Chylus und zwar quantitative kommen unter bestimmten Bedingungen vor: 1) ist seine Zusammensetzung etwas anders, bevor und nachdem er die Lymphdrüsen passirt hat; während nämlich vor den Lymphdrüsen die Anzahl seiner Lymphzellen eine sehr geringe ist, hat ihre Zahl, nachdem er die Lymphdrüsen durchströmt hat, bedeutend zugenommen, die er nur aus den Lymphdrüsen erhalten haben kann. Die Zunahme des Fibrins nach dem Passiren der Lymphdrüsen ist zweifelhaft; 2) ändert sich der Chylus mit der Art der Nahrung; bei Fleischnahrung, besonders aber bei fettreicher Nahrung nimmt sein Gehalt an Fett bedeutend zu; ob dagegen Kohlehydrate eine Fettvermehrung bedingen, ist nicht bewiesen.

Bildung und Bedeutung des Chylus. Während die Albumine und das Fett des Chylus ohne Zweifel aus dem Darm resorbirt sind, erscheint es sehr wahrscheinlich, dass das Fibrin aus dem Blutplasma (indem es aus den Blutgefässen transsudirt und von den Chylusgängen aufgenommen worden ist) und der Lymphe stamme. Ebenso scheint der Zucker aus der Lymphe zu kommen. Die Chyluskörperchen, resp. Lymphzellen verdanken ihre Entstehung den Lymphdrüsen, aus denen sie durch den Chylusstrom ausgeschwemmt werden.

Was die Bedeutung des Chylus betrifft, so enthält er einen bedeutenden Theil der Substanzen, welche, aus der Nahrung aufgenommen, bestimmt sind, das Blut immer wieder zu regeneriren (ein anderer Theil ist direkt in die Blutgefässe

übergegangen). Da er gleichzeitig die Darmlymphe führt, so übermittelt er dem Blutstrom auch noch Stoffe der regressiven Metamorphose, wie sie in den Geweben sich gebildet haben, und die, um aus dem Organismus entfernt werden zu können, nochmals den Blutstrom passiren müssen.

II. Die Lymphe.

Die Lymphe, der Inhalt der Lymphgefässe, besteht aus den Resten des Irrigationsstromes und gewissen Zersetzungs- und Oxydationsprodukten der Gewebe selbst. Sie wird von den Wurzeln der Lymphgefässe aufgenommen und weiterhin ebenso wie der Chylus in den Duct. thoracicus geführt, um dem Blutstrom einverleibt zu werden (unter Anderem ist deutlich, dass die Lymphe der verschiedenen Organe je nach der Art ihres Stoffwechsels eine verschiedene Zusammensetzung haben muss).

Man untersucht als Lymphe (wie schon oben bemerkt) den Inhalt des Duct. thoracicus im nüchternen Zustande oder in den Lymphstämmen der Extremitäten von grossen Thieren, z. B. von Pferden. Die Lymphe ist farblos opalisirend oder weisslich trübe, und reagirt schwach alkalisch. An morphotischen Elementen enthält sie: 1) Lymphzellen; 2) Fetttröpfchen, aber gegenüber dem Chylus in verschwindend geringer Anzahl, daher ihre von jenem so abweichende Farbe; die Fetttröpfchen besitzen ebenfalls Seifenhüllen.

Was die chemischen Bestandtheile der Lymphe betrifft, so stellt sie im Wesentlichen ein Filtrat des Blutes dar und enthält: 1) Serumalbumin und Fibrin (ist also gerinnungsfähig); 2) Fette, Seifen und Cholestearin; 3) Extraktivstoffe, darunter Zucker, Leucin und Harnstoff; 4) von den anorganischen Salzen des Blutes Chlornatrium, phosphorsaure und schwefelsaure Alkalien; ausserdem noch kohlensaure Alkalien.

Die Lymphe ist sehr reich an Gasen und zwar vornehmlich an Kohlensäure, während Sauerstoff und Stickstoff nur in Spuren in ihr enthalten sind. Die Kohlensäure ist theils im Vacuum auspumpbar, theils nur durch Säurezusatz entfernbar, befindet sich also wahrscheinlich in der Lymphe in demselben Zustande wie im Blute. Nach den Bestimmungen von Ludwig sind es 40·32 Volumprozent, nach Strassburg steht die Kohlensäurespannung der Lymphe zwischen der des arteriellen und venösen Blutes und beträgt 3·62 %.

Aenderungen der Lymphe treten ebenfalls auf ihrem Wege zum Blute auf, die wesentlichste ist auch hier die, dass nach dem Durchtritt durch die Lymphdrüsen die Anzahl der Lymphzellen sich bedeutend vermehrt hat. Ferner ist die Extremitätenlymphe quantitativ etwas anders zusammengesetzt, als die der Rumpforgane nach Bestimmungen, die in einem peripheren Lymphgefäss und dem Duct. thoracicus gemacht worden sind; es enthält nämlich die Lymphe:

	in einem peripheren Gefäss	im Duct. thoracicus
an Wasser	96·83	93·97
an Eiweiss	2·11	4·07
an Fibrin	0·19	1·06
an Wasser- und Alkoholextrakten	0·82	0·83

Es ist somit die Extremitätenlymphe wasserreicher und eiweissärmer als die der Rumpforgane; den gleichen Unterschied zeigt die Lymphe hungernder und gefütterter Thiere.

Die Menge der Lymphe ist sehr verschieden und deshalb schwer zu bestimmen, weil sie von vielerlei Umständen abhängig ist und zwar vorzüglich von dem Zustande der betreffenden Organe und dem Blutdruck. Nach Magendie beträgt die Menge von Lymphe, welche aus dem Duct. thoracicus eines Pferdes ausfliesst, in 24 Stunden 6 kg; mit der Art der Fütterung soll sich auch die Menge der Lymphe ändern, so gab 1 kg Pferd bei Heufutter 97·8 Grm. Lymphe, die sich bei Milchdiät verdoppelte. Ebenso schwankt die Lymphmenge bei Hunden ausserordentlich: die stündliche Lymphmenge fand man 0·3 bis 8·0 Gramm.

Bildung der Lymphe. Die Bildung der Lymphe geht aus der oben gegebenen Definition von selbst hervor. Das zu erstrebende Ziel wäre die gesonderte Kenntniss der Reste des Irrigationsstromes und des Theiles der Lymphe, der aus den Geweben selbst stammt. Diese Kenntniss würde ein Verständniss des Stoffwechsels der einzelnen Organe anbahnen.

Um eine nähere Einsicht in die quantitativen Verschiedenheiten von Blut, Chylus und Lymphe zu geben, diene die folgende Tabelle:

Bestandtheile in 100 Theilen.	Blutplasma des Pferdes.	Chylus. Inhalt des Duct. thoracic. des Pferdes.	Lymphe aus dem Fusse eines Pferdes.
Wasser	90·84	92·82	98·37
Feste Stoffe	9·16	7·17	1·63
Faserstoff	1·01	0·07	0·04
Albumin	7·76	4·98	0·62
Fette	0·12	0·48	Spur
Extraktivstoffe (darin Zucker)	0·40	1·14 (Extraktivstoffe und Lösliche Salze)	0·27
Lösliche Salze	0·64		0·70

Bewegung des Chylus und der Lymphe.

Chylus und Lymphe fliessen in kontinuirlichem, wenn auch langsamem Strome dem Duct. thoracicus und damit der Vena subclavia zu. Nach der sehr nahe liegenden Analogie mit der Bewegung des Blutes könnte man hier eine ähnliche Vorrichtung, eine Druckpumpe, wie das Herz, vermuthen, welche den Lymph- und Chylusstrom bewegt. In der

That sind schon im Jahre 1832 von JOH. MÜLLER[1] bei Amphibien und Reptilien, wie bei den Fröschen, Kröten, Salamandern, Eidechsen und Schildkröten solche Herzen, die man Lymphherzen nennt, entdeckt worden; ein Jahr darauf ebenso bei anderen Reptilien, wie Schlangen und Krokodilen, von PANIZZA[2]: es sind kleine muskulöse Säckchen, deren die nackten Amphibien vier, zwei vordere und zwei hintere, besitzen, während die Reptilien nur die hinteren zu besitzen scheinen. Sie ziehen sich, wie das Blutherz, rhythmisch zusammen, aber unabhängig von demselben und zwar bei den Fröschen etwa 60 Mal, bei einer grossen Seeschildkröte 3—4 Mal in der Minute; mit jeder Kontraktion wird die Lymphe in die vorderen und hinteren Venenstämme eingetrieben. Bei den übrigen Thieren sind solche Lymphherzen bisher noch nicht gefunden worden.

Die vorderen Lymphherzen des Frosches liegen hinter dem langen Querfortsatze des 3. Rückenwirbels; die hinteren Lymphherzen liegen am Steissbein zwischen den Mm. ileococcygeus, glutaeus, pyramidalis und vastus externus.

Beim Menschen und den anderen höheren Thieren, die keine Lymphherzen besitzen, bildet der Blutdruck die Triebkraft für die Lymphe, die zum Theil ein Filtrat des Blutes darstellt (LUDWIG). Unterbindet man einen Lymphgang, so hört die Lymphbildung nicht auf, sondern sie besteht fort. Der periphere Theil des Lymphganges füllt sich strotzend mit Lymphe, welche einen bedeutenden Druck auf die Lymphgefässwand ausübt. Diesen Druck fanden LUDWIG und NOLL in dem Halslymphstamm eines Hundes = 8—10 Mm. eines mit Sodalösung gefüllten Manometers. Wenn nun in der That der Blutdruck den Lymphstrom bewegt, so wird die mit einem Lymphstrome ausfliessende Menge von der Druckdifferenz zwischen dem Drucke des Blutes und der Lymphe abhängig sein müssen. Jede Erhöhung dieser Druckdifferenz wird den Abfluss der Lymphe beschleunigen, jede Herabsetzung sie verzögern müssen. Die Druckdifferenz kann aber auf zwei Wegen erhöht werden, einmal indem man den Druck der Lymphe herabsetzt, andrerseits dadurch, dass man den Blutdruck steigert. Das erstere tritt ein, wenn man die frisch gebildete Lymphe durch entsprechendes Streichen mit der Hand aus dem durchschnittenen Lymphgange herausbefördert. Die so in bestimmten Zeiten gewonnenen Lymphmengen sind grösser, als die, welche ohne diese Manipulation gewonnen werden können. Den Blutdruck steigerte LUDWIG in dem Gefässgebiet des Hodens, der sich wegen der reichen Entwicklung und der Selbständigkeit seines Lymphgefässsystem besonders für diese Versuche eignet, dadurch, dass er die abführende Vene halb oder ganz komprimirte, während er die Lymphe

[1] POGGENDORFF's Annalen. 1832.
[2] Sopra il sistema linfatico dei Rettili. Pavia 1833.

aus dem Lymphgang in eine Glasröhre fliessen liess, an der sich eine in Millimeter getheilte Skala befand; er erhielt folgende Resultate:

Vene offen,	Vorrücken der Lymphe	in der Glasröhre	um	0·9	Mm.	in	1 Min.
Vene mässig komprimirt,	„	„	„	1·9	„	„	1 „
Vene offen,	„	„	„	0·4	„	„	1 „
Vene geschlossen,	„	„	„	4·6	„	„	1 „.

Herabsetzung des Blutdruckes erzielte LUDWIG, indem er von der Vena jugularis externa aus ein langes Rohr, an dessen Ende sich eine Gummiblase befand, die beliebig aufgeblasen werden konnte, in den Vorhof einschob. Mit jeder Aufblasung der Gummiblase wurde der Blutstrom sehr beeinträchtigt, und es gelangte weniger Blut in den linken Ventrikel, also auch in die Aorta, womit der Druck im Aortensystem sank; er erhielt folgende Resultate:

	Druck in der Carotis.	Lymphmenge.
Cirkulation frei . .	57·7 Mm. Hg	17.5
„ gehemmt .	8·5 „ „	2·0
„ frei . .	79·2 „ „	10·2

Der Versuch bestätigt also vollkommen die von LUDWIG ausgesprochene Vermuthung, dass der Blutdruck die Triebkraft für die Bewegung der Lymphe darstellt.

Neben dem Blutdruck sind eine Anzahl von Hülfskräften bei der Fortbewegung der Lymphe thätig, die auch die Fortbewegung des Blutes in den Venen (vgl. S. 57) wesentlich unterstützen. Es ist dies der Druck, den die benachbarten Muskeln auf die Lymphgefässe ausüben: wenn durch die Kontraktion eines Muskels ein Lymphstamm zusammengepresst wird, so wird die Lymphe nach den Orten niederen Druckes, also peripher und central, auszuweichen suchen; den Ausweg nach der Peripherie aber verschliessen ihr hier eben so wie in den Venen, die Klappen, sodass sie allein dem Centrum zufliessen kann. Endlich steht aber der Duct. thoracicus in Folge seiner Lage in der Brusthöhle, ebenso wie das Herz und die grossen Gefässe, stets unter einem negativen Drucke, der zur Folge hat, dass eine Ansaugung der Lymphe aus den peripheren, unter dem vollen Atmosphärendruck stehenden Lymphgefässen nach dem Duct. thoracicus stattfinden muss.

Die Triebkräfte für die Lymphbewegung sind demnach: 1) der Blutdruck, 2) der durch die Muskelkontraktion ausgeübte Druck auf die Lymphgefässe, und 3) die Athembewegungen.

Was den Chylus anbetrifft, so steht fest, dass derselbe aus dem centralen Zottenraum durch die periodisch wiederkehrenden Kontraktionen der Zottenmuskeln ausgetrieben wird; die nächste Klappe verhindert, wenn die Zotte sich wieder ausdehnt, den Rückfluss. Einen befördernden Einfluss auf die Fortbewegung des Chylus haben nach

Lieberkühn die Darmbewegungen: bei jeder Kontraktion des Darmes beobachtete er eine Beschleunigung des Chylusstromes, ein Einfluss, der offenbar derselbe ist, wie ihn die peripheren Muskeln auf die Fortbewegung der Lymphe ausüben. Endlich hat Heller an den Chylusgefässen chloroformirter Meerschweinchen rhythmische Erweiterungen und Verengerungen, die unabhängig von Herz- und Athembewegungen auftreten, beobachtet (nach v. Wittich eigentlich peristaltische Bewegungen), ebenso Colin bei Rindern, doch ist der Einfluss derselben zweifelhaft, da ihnen entsprechende Druckschwankungen in einem Manometer des Duct. thoracicus nicht beobachtet werden.

Anhang.

I. Seröse Flüssigkeiten.

Unter serösen Flüssigkeiten versteht man die Flüssigkeiten, welche sich normal in geringer Menge in den Höhlen befinden, die mit serösen Häuten ausgekleidet sind, also in der Pleura, dem Pericardium, Peritoneum, der Arachnoidea, der Scheidenhaut des Hodens und der Synovialkapsel. Seitdem bekannt ist, dass die Lymphgefässe sich direkt in die Pleura-, Pericardial- und Peritonealhöhle öffnen, werden jene Höhlen als grosse Lymphbehälter, also ihr Inhalt, der Liquor Pericardii, Pleurae et Peritonei, als Lymphe betrachtet.

Die serösen Flüssigkeiten sind ihrer chemischen Zusammensetzung nach im Wesentlichen Filtrate des Blutes; sie enthalten demnach mit Ausnahme der morphotischen Elemente sämmtliche Bestandtheile des Blutes, nur in geringerer Quantität. Ihren physikalischen Charakteren nach sind sie meist klar, durchsichtig und farblos, besitzen einen schwach salzigen Geschmack, eine schwach alkalische Reaktion und ein geringeres spezifisches Gewicht als das Blutserum. Die Fähigkeit zu gerinnen haben sie in weit geringerem Grade, als das Blut, aber der Zusatz von defibrinirtem Blute macht sie schnell gerinnen. An morphotischen Elementen findet man in ihnen stets, aber nur in geringer Zahl, Lymphzellen.

Die chemischen Bestandtheile sind die gleichen wie die des Blutes: Serumalbumin und Kalialbuminat, fibrinogene und fibrinoplastische Substanz (mit Ausnahme der Cerbrospinalflüssigkeit), Fette, Seifen, Cholestearin, Extraktivstoffe, die anorganischen Verbindungen des Blutes, Wasser und die Blutgase. Die quantitative Zusammensetzung der verschiedenen serösen Flüssigkeiten ist etwas verschieden; der Grösse ihres Eiweissgehaltes nach nehmen sie folgende absteigende Ordnung ein: Pleura-, Peritoneal-, Cerebrospinalflüssigkeit.

Die Mengen der serösen Flüssigkeiten, die im normalen Zustande

sehr gering sind, können unter pathologischen Verhältnissen sehr gross werden und, wenn es z. B. Ansammlungen im Herzbeutel, der Pleura oder dem Peritoneum sind, die gefahrdrohendsten Symptome verursachen, indem sie durch ihre Massenhaftigkeit die Thätigkeit von Herz und Lungen beeinträchtigen. Man nennt im Allgemeinen pathologische Flüssigkeitsansammlungen im Körper „Hydrops“, und zwar nennt man: a) Wassersucht der Pleura: Hydrothorax, b) des Herzbeutels: Hydrops Pericardii, c) des Peritoneums: Hydrops Peritonei oder Ascites, d) der Scheidenhaut des Hodens: Hydrocele, e) der Schädelhöhle: Hydrocephalus, f) des Rückenmarkskanales: Hydrorhachis und g) des Auges: Hydrophthalmus. Diese Flüssigkeiten enthalten neben den Bestandtheilen, wie sie diese Flüssigkeiten im physiologischen Zustande besitzen, noch Harnstoff, Harnsäure und Cholestearin.

II. Chemie der Gewebe.

1) Die Knochen bestehen, abgesehen von den in ihnen enthaltenen Blutgefässen, Nerven u. s. w., aus der leimgebenden Grundsubstanz (Glutin), dem Knochenknorpel (Ossëin), und aus anorganischen Salzen, die man insgesammt als Knochenerde bezeichnet; 100 Theile Knochen enthalten ca. 30% Ossëin und 70% Knochenerde. Man erhält den Knochenknorpel, der dabei vollständig seine Form konservirt, am leichtesten durch Mazeriren in verdünnten Säuren, namentlich Salzsäure. Die Knochenerde bekommt man durch Behandlung des Knochens mit Alkalien oder durch Verbrennung in der Asche. Die Asche enthält kohlensauren Kalk, dreibasisch-phosphorsauren Kalk, phosphorsaures Magnesium, Fluorcalcium und Chlorverbindungen. In den Knochen der Vögel befinden sich mit Luft erfüllte Räume.

In den Markräumen der Röhrenknochen findet sich das gelbe Knochenmark, das im Wesentlichen Fettgewebe ist; von dem andern Körperfette unterscheidet es sich durch seinen grösseren Gehalt an Oleïn; ausserdem enthält es Bindegewebe, in dem es eingeschlossen ist, und Gefässe. Das Mark der spongiösen Knochen ist röthlich und enthält noch Albumin und vielleicht Milchsäure. Der Knochen besteht aus 11% Wasser und 89% an festen Bestandtheilen.

2) Das Knorpelgewebe besteht aus dem Knorpelleim, Chondrin und den anorganischen Salzen. Man erhält das Chondrin aus der Intercellularsubstanz aller echten Knorpel durch Kochen mit Wasser. Die anorganischen Salze sind phosphorsaurer Kalk, phosphorsaures Magnesium, Kochsalz, kohlensaures und schwefelsaures Natrium; endlich Wasser und zwar im Ganzen 74·20% Wasser und 25·79% feste Bestandtheile.

3) Das Bindegewebe enthält in seiner streifigen Grundsubstanz

Glutin, das durch Kochen aus demselben gewonnen wird, Mineralsalze und Fett, welches als Fettgewebe im Bindegewebe stets enthalten ist. Das Fettgewebe besteht aus den Fettzellen, von Fett erfüllten Bindegewebszellen. Abweichend verhält sich das Gewebe der Cornea, das nicht, wie die übrigen Bindegewebe, beim Kochen mit Wasser Glutin, sondern, wie der Knorpel, Chondrin liefert. Das Bindegewebe besteht aus 25 % festen Bestandtheilen und 75 % Wasser.

4) Das Horngewebe (Gewebe der Epidermis, der Nägel [Klauen und Hufe], der Hörner, der Haare und der Krystalllinse des Auges) besitzt als chemische Grundsubstanz das schwefelhaltige Keratin, das man aus den angegebenen Geweben nach Extraktion mit Wasser, Alkohol und Aether als Rückstand erhält. Anders verhält sich die Krystalllinse, die aus Albumin, Krystallin, Fett, Salzen (Chlor, schwefelsauren und phosphorsauren Alkalien und phosphorsaurem Kalk) und Extraktivstoffen besteht. Die anorganischen Bestandtheile der Haare sind schwefelsaure, kohlensaure und phosphorsaure Alkalien, Kochsalz, Eisenoxyd und Kieselerde. In 100 Theilen Horngewebe findet man 42 % fester Substanz und 58 % Wasser.

5) Das Muskelgewebe (s. allgemeine Muskelphysiologie).

6) Das Nervengewebe (s. allgemeine Nervenphysiologie).

7) Das Gehirn besteht aus der grauen und weissen Substanz. Diese beiden sind sehr verschieden reich an festen Bestandtheilen; die erstere enthält in 100 Theilen 18, die letztere 31 Theile fester Substanz, der Rest ist Wasser. Die organischen Stoffe, welche die Gehirnsubstanz zusammensetzen, sind Cerebrin und Lecithin, sowie die Zersetzungsprodukte des letzteren: Glycerin- und Oleophosphorsäure, ferner Palmitinsäure, Cholestearin, Inosit, Hypoxanthin, Xanthin, Kreatin, milchsaure Salze, flüchtige Fettsäuren und anorganische Salze, darunter freie Phosphorsäure, phosphorsaure Alkalien, Magnesium, Eisenoxyd, Kieselerde und geringe Mengen von schwefelsauren Alkalien und Chlornatrium.

Fünftes Kapitel.

Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn, Stoffwechsel des Blutes.

Um die Einnahmen und Ausgaben des Blutes vollständig zu ermitteln, muss noch der Antheil des Flüssigkeitsstromes betrachtet werden, welcher entgegen dem Irrigationsstrome aus den Geweben direkt in das Blut zurückkehrt. Diesen Antheil, welcher in dem, aus den Geweben abfliessenden Blute zu suchen ist, findet man bei einer Vergleichung des arteriellen und venösen Blutes des betreffenden Organes, wobei man gleichzeitig das Material kennen lernt, welches von dem Organe aus dem Blute verbraucht wird.

Wenn so die Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn durch die Gewebe erkannt sein werden, lässt sich eine allgemeine Uebersicht über die qualitativen Veränderungen geben, welche das Gesammtblut erfährt: der Stoffwechsel des Blutes.

§ 1. Die Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn.

Die Veränderungen, welche das Blut in den verschiedenen Organen erfährt, sind bisher wegen der grossen und theilweise unüberwindlichen Schwierigkeiten[1], die sich einer solchen Untersuchung entgegenstellen, nur wenig studirt worden. Die Untersuchungen beschränken sich wesentlich vorläufig auf die beiden sogenannten Blutgefässdrüsen, die Leber und Milz, die bei der Abgeschlossenheit ihres Blutgefässgebietes einer solchen Untersuchung auch günstiger gewesen sind, während die Untersuchung der Blutveränderungen in den übrigen Organen noch in ihren Anfängen ist, aber durch die Methode der künstlichen Durchblutung ausgeschnittener, noch lebensfrischer Organe einer wesentlichen Förderung entgegengeht (C. Ludwig).

Veränderung des Blutes in der Leber (Zuckerbildung). Schon bei der Gallenbereitung ist des unbestimmten Resultates Erwähnung ge-

schehen, welches die Vergleichung des Pfortader- und Lebervenenblutes ergeben hat (s. S. 112); hier bleibt nur übrig, die dort eben nur erwähnte „Zuckerbildung" in der Leber einer eingehenderen Erörterung zu unterziehen.

CL. BERNARD[1] hatte, als er die Lebervene gegen die Hohlvene abschloss, beobachtet (1848), dass das Blut der Lebervene ausserordentlich reich an Zucker sei; seine Vermuthung, dass dieser Zucker aus der Leber stamme, bestätigte sich vollkommen, denn er konnte denselben aus der todten Leber darstellen. Die weitere Frage, ob der Zucker in der Leber gebildet oder dort nur angesammelt würde, beantwortete ein Versuch, bei welchem nach Ausspülung der Froschleber mit Wasser von der Pfortader aus nach einem Tage schon von Neuem Zucker in der Leber zu finden war — ein Beweis, dass derselbe in der That sich in der Leber bildet; dasselbe beweist auch die Thatsache, dass der Zuckergehalt der Leber um so grösser ist, je später nach dem Tode die Leber auf denselben geprüft wird. Endlich suchte CL. BERNARD die Frage zu beantworten, ob der Zucker auch während des Lebens schon in der Leber enthalten sei: er entnahm dem lebenden Thiere ein Stück Leber, zerkleinerte dasselbe rasch und brachte es in siedendes Wasser, um allen etwaigen Umsetzungen vorzubeugen; er fand jetzt in der That keinen oder nur Spuren von Zucker, wohl aber einen dem Amylum verwandten Körper, der ebenso wie jenes durch diastatische Fermente in Traubenzucker übergeführt werden kann, und den er deshalb Glykogen nannte. Um dieselbe Zeit hatte auch V. HENSEN unabhängig von CL. BERNARD das Glykogen der Leber entdeckt.

Vorkommen des Glykogens und seine Darstellung. Ausser in der Leber hatte schon CL. BERNARD Glykogen besonders im Embryo als konstanten Bestandtheil der Epithelien, der Schleimhäute, der Haut und der Ausführungsgänge der Drüsen, sowie in den Muskeln, niemals aber in den Drüsen selbst, den Knochen und Nerven gefunden; gegen Ende des Foetallebens verschwindet es aus diesen Geweben wieder. Im erwachsenen Individuum fanden es O. NASSE konstant im Muskel, KÜHNE im Hoden und im Eiter der entzündeten Lunge. Letzterer ist deshalb der Ansicht, dass es sich immer bei Neubildungen entwickle.

Man stellt das Glykogen aus der Leber dar, die dem lebenden Thiere entnommen und zerkleinert sofort in siedendes Wasser eingetragen wird, um allen etwaigen Umsetzungen vorzubeugen. Die so gekochte Leber wird fein zerrieben, nochmals längere Zeit aufgekocht, dann vorsichtig die Brühe abgegossen und mit verdünnter Salzsäure und einer Lösung von Jodquecksilberkalium gefällt, um die Eiweisskörper und alle durch Alkohol fällbaren stickstoffhaltigen Substanzen aus der Flüssigkeit zu entfernen. Die ganze Flüssigkeit wird filtrirt und aus dem Filtrat scheidet sich das Glykogen durch Alkohol rein aus (BRÜCKE). Das Glykogen giebt mit Jod eine weinrothe Färbung.

Nachdem so festgestellt war, dass in der Leber ein Körper, das

[1] CL. BERNARD. Leçons de physiologie expérimentale. Paris 1851.

Glykogen, gebildet wird, der sich durch diastatische Fermente in Zucker umsetzen lässt, entstand die Frage, ob auch während des Lebens in der Leber aus dem Glykogen Zucker gebildet werde. Um dies zu entscheiden, entnahm PAVY dem lebenden Thiere, indem er mit einem entsprechend konstruirten Katheter von der Vena jugularis aus in's rechte Herz einging, eine Portion Blut, in dem er nicht mehr Zucker, als in jedem andern Blute auffinden konnte; ebenso verfuhren RITTER, MAC DONNELL und SCHIFF; dagegen wollen BERNARD und TIEFENBACH das Lebervenenblut reicher an Zucker gesehen haben. Ebenso unentschieden sind die Zuckerbefunde in der dem lebenden Thiere entnommenen Leber: während BERNARD, KÜHNE und TSCHERINOFF neben dem Glykogen Zucker gefunden haben, konnte dieser Nachweis PAVY, RITTER, MAC DONNELL und SCHIFF nicht gelingen, sodass vor der Hand die Frage nicht zu entscheiden ist.

Wie das Glykogen ausserhalb der Leber durch ein diastatisches Ferment in Zucker umgesetzt wird, so würde diese Umsetzung wahrscheinlich auch in der todten Leber durch ein Ferment geschehen. In der That lässt sich aus dem Leberextract (nach der Darstellungsmethode des Ptyalin) ein Körper darstellen, ein Ferment, welches die Fähigkeit besitzt, Stärke und Glykogen in Zucker umzuwandeln; ebenso nach v. WITTICH, LÉPINE und TIEGEL aus dem Blute und den meisten Geweben. Doch lässt sich hier ebensowenig wie oben entscheiden, ob das Ferment schon im lebenden Blute vorhanden ist, oder ob es sich erst später bildet. BERNARD, der die Zuckerbildung aus dem Glykogen auch intra vitam bewiesen zu haben glaubte, nimmt an, dass das Ferment der Leber im Pfortaderblute zuströmt, während SCHIFF die Existenz des Ferments im lebenden Blute vollständig leugnet und den ganzen Vorgang der Zuckerbildung aus Glykogen unter dem Einflusse des Fermentes, ebenso wie die Blutgerinnung, als einen postmortalen Vorgang auffasst. Selbst Cirkulationsstörungen in der Leber sollen nach SCHIFF schon hinreichen, um eine Zuckerbildung hervorzurufen (Hier sei auch die von SCHIFF entdeckte Thatsache erwähnt, dass die Leber der Winterfrösche niemals Zucker, sondern nur Glykogen enthält, dass Zucker sich aber sofort bildet, wenn man dieser Leber Blut eines Frühlingsfrosches zusetzt).

Der Gehalt der Leber an Glykogen ist von der Nahrung ausserordentlich abhängig: bei reicher Stärke- und Zuckerfütterung nimmt er bedeutend zu, weshalb man zu der Ansicht kam, dass dasselbe in der Leber nur aus dem Zucker der Nahrung gebildet werde; darauf scheint auch der Umstand hinzuweisen, dass nach Fütterung mit Fibrin und Fett das Glykogen fast vollständig aus der Leber verschwindet (TSCHERINOFF, LUCHSINGER), ebenso nach mehrtägigem Hungern, um auf einige Zuckerinjectionen in den Darm wieder aufzutreten (DOCK).

Doch ist die Möglichkeit, dass sich das Glykogen der Leber nicht allein aus Kohlehydraten, sondern auch aus Eiweiss bildet aus der Thatsache zu schliessen, dass nach mehrtägigen Hungern auf Eiweiss- und Leimnahrung der Glykogengehalt in der Leber steigt (Cl. Bernard, Hoppe-Seyler).

Weiss ist der Ansicht, dass das Glykogen durch Abspaltung aus den Eiweissen entstehe, dass ferner ein Theil des Glykogens im Körper oxydirt werde und nicht in der Leber erscheine; wenn aber andere leicht oxydable Substanzen, wie Zucker, im Blute vorhanden wären, so könnte sich das Glykogen in der Leber anhäufen. Diese sogenannte „Ersparnisstheorie“ sucht er durch die Thatsache zu beweisen, dass Fütterung mit Glycerin, einer leicht oxydablen Substanz, ebenfalls eine Vermehrung des Leberglykogens zur Folge hat. Abgesehen davon, dass Zucker keine so leicht oxydable Substanz ist, zeigte Luchsinger die Unhaltbarkeit dieser Ansicht dadurch, dass subkutane Glycerininjektionen den Glykogengehalt der Leber nicht vermehrten.

Von grossem Einfluss auf den Glykogengehalt der Leber ist angestrengte Muskelarbeit: ein Hund der 1 — 2 Stunden in einem Tretrad läuft, verliert sein Leberglykogen vollständig (Külz). Damit scheint auch die Thatsache in Verbindung zu stehen, dass der Glykogenreichthum der Leber bei denjenigen Thieren am geringsten gefunden wird, deren Beweglichkeit am grössten ist (v. Wittich.)

Das Muskelglykogen, welches Nasse als konstanten Bestandtheil der Muskeln kennen gelehrt hat, ist mit dem Leberglykogen identisch, doch stammt es nicht aus der Leber, scheint vielmehr selbstständig in den Muskeln gebildet werden zu können, da es im Froschmuskel auch nach Exstirpation der Leber gefunden wird (Külz). Im Allgemeinen ist der Glykogengehalt der Muskeln um so grösser, je weniger thätig die entsprechenden Muskeln zu sein pflegen.

Ueber das Schicksal des Glykogens lässt sich unter diesen Umständen nichts Bestimmtes aussagen; die einen nehmen eine Umsetzung desselben in Zucker an, der seinerseits wieder zu Kohlensäure und Wasser verbrannt wird. Für diese Ansicht spricht auch die Thatsache, dass bei reichlicher Stärke- oder Zuckernahrung von dem eingeathmeten Sauerstoff ein grösserer Theil als Kohlensäure in der Exspirationsluft wiedererscheint, als bei Fleischnahrung. Nach der Gegenansicht muss man annehmen, dass das Glykogen direkt verbraucht wird.

Diabetes mellitus[1]. Unter gewissen pathologischen Verhältnissen findet dauernd eine reichliche Ausscheidung von Traubenzucker durch die Nieren statt, die in der Regel mit einer Anzahl von Störungen im Gesammtorganismus einhergeht und nach kürzerer oder längerer Zeit den Untergang des Individuums zur Folge hat. Diesen Symptomenkomplex nennt die Pathologie Diabetes mellitus, Zuckerharnruhr. Vorübergehende Zuckerausscheidungen, die durch zufällige Störungen oder durch

[1] J. Seegen. Der Diabetes mellitus. Berlin 1875.

gewisse operative Eingriffe hervorgerufen werden, nennt man Melliturie oder Glykosurie.

Die Ursachen für die Glykosurie lassen sich in zwei Gruppen zusammenfassen; sie entsteht:

1) durch Veränderungen des Blutes und der Cirkulation;

2) durch Verletzung gewisser Theile des Nervensystems.

Zur ersten Gruppe gehören: a) Inhalationen von Chloroform, b) die Einspritzung grosser Mengen von 1 % Kochsalzlösung (Bock und Hofmann), c) die Injektion einer 1 % Lösung von kohlensaurem, essigsaurem und bernsteinsaurem Natron (Külz), d) Inhalationen von Amylnitrit (Hofmann), e) Kohlenoxydvergiftungen, f) Vergiftungen durch Curare (Cl. Bernard). Nach Schiff bildet sich jenes im normalen Blute nicht vorhandene Zuckerferment jedesmal dann, wenn in einem Gefässgebiete, besonders in dem der Leber selbst, eine Verlangsamung des Blutstromes eintritt (Einzelne der angeführten Fälle von Glykosurie lassen sich vielleicht auf eine solche Verlangsamung des Blutstromes, die durch Gefässlähmung herbeigeführt sein dürfte, zurückführen).

Zur zweiten Gruppe gehören: a) die Piqûre, der Zuckerstich (Cl. Bernard); derselbe besteht in der Verletzung einer bestimmten Stelle im 4. Ventrikel an der Spitze des Calamus scriptorius; bei Säugethieren erscheint der Zucker schon $^3/_4$—3 St. nach der Verletzung, ist aber auch schon nach 24 St. aus demselben verschwunden; bei den Kaltblütern, dem Frosch, erscheint er erst nach 1—$1^1/_2$ Tag, hält aber 5—6 Tage an (Kühne). Der Harnzucker nach der Piqûre stammt aus der Leber, denn bei entleberten Fröschen, sowie bei durch Hungern glykogenfreien Lebern (Dock) ist der Zuckerstich ohne Wirkung; vorherige Durchschneidung der N. splanchnici macht die Piqûre ebenfalls unwirksam, doch ruft ihre alleinige Durchschneidung keine Glykosurie hervor); b) nach Verletzungen des Rückenmarks, besonders vollständige Durchtrennung desselben (Schiff); c) nach Durchschneidung des obersten Brust- und untersten Halsganglions (Pavy); d) nach Verletzung des Kleinhirns (Eckhard); e) nach centraler Reizung des Vagus und seiner Zweige (Eckhard); ebenso nach Reizung des N. depressor (Filehne). Selbst die Fesselung eines Thieres (Katze) genügte, um nach einiger Zeit Melliturie zu erzeugen (Böhm und Hofmann).

Zur Erklärung des Diabetes mellitus lassen sich nun nach dem Bisherigen eine Reihe von Möglichkeiten anführen; so eine gesteigerte Bildung von Zucker aus dem Glygoken oder eine geringere Verbrennung des aus dem Glykogen gebildeten Zuckers, oder eine gesteigerte Bildung von Glykogen. Gegen diese letztere Möglichkeit aber spricht die Thatsache, dass gewisse glykogenbildende Substanzen, wie Inulin, Laevulose, von Diabetikern genossen werden können, ohne die Melliturie zu steigern (Külz).

In der That hört im Diabetes die Zuckerausscheidung auf, wenn der Nah-

rung die Kohlehydrate entzogen werden. Nach vorausgegangenem Zuckerstich findet bei einer Zufuhr von Kohlehydraten eine Vermehrung des Glykogens nicht mehr statt (Dock). Nach Seegen beruht aber der Diabetes auf einer anomalen Umwandlung des Glykogens in Zucker, und er unterscheidet nach der Quelle, aus welcher das Glykogen stammt, zwei Formen des Diabetes: a) die Form, bei welcher nur das aus den Kohlehydraten gebildete Glykogen in Zucker übergeführt wird, b) jene Form, bei welcher auch das aus der Spaltung der Albuminate entstandene Glykogen in Zucker umgewandelt wird. Bei der ersten Form verschwindet der Zucker vollständig aus dem diabetischen Harn bei reiner Fleischnahrung, bei der zweiten Form bleibt die Zuckerausscheidung selbst nach reiner Fleischkost bestehen.

Den Diabetes nach Verletzungen von Nerventheilen sucht Schiff besonders aus der Hyperämie der Leber, die in der That nach der Piqûre zu beobachten ist, zu erklären im Sinne seiner oben mitgetheilten Lehre, indess erscheint diese Erklärung sehr zweifelhaft gegenüber der Thatsache, dass die Durchschneidung der beiden Nn. splanchnici, welche die Gefässnerven der Leber führen, keinen Diabetes zur Folge hat. Bei der Erzeugung der Melliturie nach Bock und Hofmann handelt es sich wohl nur um Ausspülung der Leber (Külz); für letztere Ansicht spricht der Umstand, dass, wenn nach langer Einspritzung kein Zucker mehr im Harn vorhanden ist, auch die Leber frei von Zucker und Glykogen ist.

Veränderung des Blutes in der Milz. Scherer, welcher den ausgepressten Saft des Milzgewebes untersuchte, fand in denselben einen neuen stickstoffhaltigen, krystallisirbaren Körper, das Lienin, welches später von Virchow als Leucin erkannt wurde, das zusammen mit Tyrosin aus jeder Milz in grosser Menge zu erhalten ist; ferner Xanthin, Hypoxanthin, einen eisenreichen Eiweisskörper, kohlenstoffreiche Pigmente, Inosit, Cholestearin und einige organische Säuren: Milchsäure, Essigsäure, Ameisensäure, Buttersäure, Harnsäure, Bernsteinsäure; es sind das grösstentheils Stoffe, die der regressiven Metamorphose, namentlich der Eiweisse, angehören.

Bei einer Vergleichung zwischen dem zu- und abfliessenden Blute der Milz fand Funke als konstante Differenz der beiden Blutarten eine Verringerung des Fibrins im Milzvenenblute, ferner einen Uebergang der Salze der rothen Blutkörperchen in die Intercellularflüssigkeit, endlich eine Veränderung der morphotischen Bestandtheile: die rothen Blutkörperchen des Milzvenenblutes sind kleiner, von mehr sphärischer Gestalt, gruppiren sich nicht geldrollenförmig und besitzen gegen Wasser eine grosse Resistenz; besonders aber ist die Zahl der weissen Blutkörperchen vermehrt. Während nach Hirt's Zählungen in der Milzarterie auf 1 weisses 2200 rothe Blutkörperchen kommen, ist das Verhältniss in der Milzvene wie 1 : 60; ausserdem scheinen hier neue Elemente aufzutreten, von denen Funke behauptet, dass sich nicht entscheiden liesse, ob es rothe oder weisse Blutkörperchen wären: sie erscheinen schwach gelb gefärbt, sehr blass granulirt mit einem Kern oder einigen Körnchen; es scheinen Uebergangsformen von weissen zu rothen Blutkörperchen zu sein.

Daneben findet man noch Körnchenzellen und manchmal blutkörperchenhaltige Zellen. Letztere sind offenbar weisse Blutzellen, welche rothe Blutkörperchen mit ihren beweglichen Fortsätzen in sich aufgenommen haben. Nach FUNKE zeichnen sich die rothen Blutkörperchen im Milzvenenblute durch die leichte Krystallisirbarkeit ihres Inhaltes aus.

Funktion der Milz. Die Vergleichung des Milzvenenblutes mit dem der Arterie hat nur sehr wenig Aufschluss über ihre Thätigkeit gegeben. Die Folgerungen, welche sich aus der Veränderung der morphotischen Elemente ziehen lassen, werden weiterhin betrachtet werden. Ein letzter Weg, über die Funktion eines Organes sich zu unterrichten, ist die Exstirpation desselben. Die Exstirpation der Milz wird nach den Versuchen von H. LUDWIG, VULPIAN, BARDELEBEN u. A. ohne jede Schädigung des Lebens auch von Menschen vertragen; eine ebenso konstante als bemerkenswerthe Folge der Milzexstirpation ist eine Anschwellung sämmtlicher Lymphdrüsen. Bei Fröschen, denen Lymphdrüsen fehlen, bilden sich am Darmrohr entlang kleine rothe Anschwellungen, die als eine Art Milzsubstitute erklärt werden. Pathologisch wird die Milz in einer Reihe von Infektionskrankheiten, wie Typhus, Intermittens etc., stets vergrössert gefunden; in einem anderen Falle geht mit der Vergrösserung der Milz gleichzeitig einher eine allgemeine Zunahme der farblosen Elemente bis zu 1 auf 60 rothe, sodass das Gesammtblut zu Milzvenenblut geworden ist, ein Zustand, den die Pathologie als „Leukämie“ bezeichnet.

Auf direkte elektrische Reizung der Milz, wie auf Erregung der Med. oblongata und centripetale Erregung des Vagus und Ischiadicus verkleinert sich die Milz. Ferner lässt sich die Milz durch Applikation von Kälte, endlich durch Chinin und Eucalyptus globulus zum Schrumpfen bringen.

Die Veränderungen, welche das Blut bei seinem Durchgange durch die Lungen erfährt, sind im Wesentlichen die seines Gasgehaltes und schon oben (S. 75) behandelt worden.

Veränderung des Blutes in den Nieren. Diese Untersuchung ist bisher nur für den Harnstoffgehalt ausgeführt worden; danach ist das arterielle Blut reicher an Harnstoff, als das venöse (PICARD, GRÉHANT).

Die Veränderungen des Blutes in den übrigen Organen, wie im Gehirn und in den Muskeln, sind mit Rücksicht auf die vorliegende Frage noch nicht Gegenstand genügender Untersuchung gewesen.

§ 2. Der Stoffwechsel des Blutes.

Der Stoffwechsel des Blutes betrifft seine morphotischen Bestandtheile, die Blutkörperchen, und das Blutplasma in gleicher Weise.

Die Blutkörperchen.

Die Betrachtung des Stoffwechsels der Blutkörperchen knüpft sich im Wesentlichen an ihre Lebensdauer, ihre Entstehung und ihren Untergang. Da nun rothe und weisse Blutkörperchen eine gewisse innige Verwandtschaft mit einander besitzen, so sollen die Schicksale beider Blutkörperchenarten gemeinschaftlich untersucht werden.

Die Lebensdauer der Blutkörperchen kann entweder die gleiche sein, wie die des Körpers, in dem sie sich befinden, oder sie kann eine viel kürzere sein und die einzelnen Blutkörperchen können, wenn sie eine bestimmte Zeit gelebt haben, dem Untergange preisgegeben sein. Während dieser Zeit sind sie, zunächst wie jede Zelle, in fortwährendem Stoffwechselverkehr mit dem umgebenden Plasma, doch ist die Art dieses Stoffwechsels vollständig unbekannt, bis auf die Rolle, welche die rothen Blutkörperchen beim Gaswechsel (s. S. 33) spielen.

Was die Entstehung der weissen Blutkörperchen betrifft, so stammen sie alle aus zwei Quellen, nämlich: 1) aus den Lymph- oder Chyluskörperchen, mit denen sie identisch sind, und die mit dem Lymph- und Chylusstrome in's Blut gelangen, und 2) aus der Milz und dem Knochenmark, von wo aus sie direkt das Blut erreichen. Lymphe und Chylus erhalten ihre Lymphkörperchen aus den Lymphdrüsen und Follikeln, welche sich theils im Anfange ihrer Bahn befinden (Follikel), theils in ihre Bahn eingeschaltet sind (Lymphdrüsen); aus diesen werden sie durch den Lymph- und Chylusstrom ausgeschwemmt.

Die Follikel sind entweder einfach und kommen als solche im Dünndarme als sog. solitäre Follikel vor, oder sie sind zusammengesetzte Follikel, wie die PEYER'schen Haufen im Dünndarme. Ein Follikel besteht im Wesentlichen aus der Hülle, einem inneren, zarten Maschenwerke und den in den Maschen gelegenen Lymphzellen (ausserdem enthalten sie noch Blutgefässe). Der Follikel steht mit den Saftkanälchen in Verbindung. Ein PEYER'scher Haufen ist ein Aggregat solcher einfacher Follikel (die Tonsillen sind nichts anderes, als solche Follikelhaufen). Die Lymphdrüsen bestehen ebenfalls aus solchen einzelnen Hohlräumen (Alveolen), zwischen ihnen und ihrer Umgebung befindet sich aber der ein netzförmiges Kanalsystem bildende Lymphsinus. Dieses Kanalsystem durchzieht die ganze Drüse und nimmt einerseits die Vasa lymphatica afferentia auf, um andrerseits in die Vasa efferentia zu münden. Der Bau der Lymphsinus ist im Wesentlichen derselbe wie in den Lymphalveolen, nur dass die Sinus keine Blutgefässe enthalten (KÖLLIKER). Die Thymusdrüse, eine embryonale Drüse, die in der Brusthöhle im vorderen Mittelfellraume liegt und nach der Geburt sehr klein wird, um später ganz zu verschwinden, ist ebenfalls eine Lymphdrüse mit Alveolen etc., die daneben noch reichlich Fett enthält. Ebenso hat die Schilddrüse viele Aehnlichkeit mit einer Lymphdrüse, die ausserdem noch Flüssigkeit und mit einem Epithel ausgekleidete Cysten enthält. Auch die Nebennieren haben eine gewisse Aehnlichkeit mit den Lymphalveolen, doch sind ihre Zellen ebenso häufig für Nervenzellen erklärt worden. Ein eigenthümlicher pathologischer Zustand, dessen erstes und auffallendstes Symptom eine Broncefärbung der Haut ist,

und der unter allgemeiner Kachexie jedesmal zum Tode führt, sollte sich auf eine Erkrankung der Nebennieren zurückführen lassen (ADDISON).

Die Milz besteht aus einem bindegewebigen Gerüste, dem Drüsenparenchym (der Milzpulpe), den MALPIGHI'schen Bläschen und den Blutgefässen. Das Ganze ist von einer Bindegewebskapsel umschlossen. Die MALPIGHI'schen Bläschen, die man auf Durchschnitten der Milz schon mit blossem Auge als weisse Pünktchen unterscheiden kann, sitzen wie Beeren an den Gefässen und sind nichts anderes als einfache Lymphfollikel. Das Milzparenchym selbst besteht, wie das der Lymphdrüsen, aus einem zarten engmaschigen Bindegewebsnetz, in dessen Maschen mehrere Zellenarten liegen, und in die sich, wie dort die Lymphgefässe, hier die zuführenden Blutgefässe ergiessen. Nach seinem Durchtritt sammelt sich das Blut wieder in die Milzvene. Die in den Maschen enthaltenen Zellen sind: 1) Lymph- oder farblose Blutkörperchen, 2) rothe Blutkörperchen, 3) Uebergangsformen von weissen zu rothen Blutkörperchen (FUNKE), 4) blutkörperhaltige Zellen, nämlich weisse Blutkörperchen, die alte geschrumpfte rothe Blutkörperchen oder zerfallene Reste derselben in sich aufgenommen haben.

Das Knochenmark enthält in seinem alveolären, den Follikeln ähnlichen Bindegewebe, ebenfalls Lymphkörperchen, neben Uebergangsformen zu rothen Blutkörperchen (E. NEUMANN, BIZZOZERO).

Die Bildung von neuen Lymph- resp. farblosen Blutkörperchen geschieht nur in der Weise, dass die Lymphe oder das Blut selbst bei ihrem Durchtritt durch die Alveolen der Lymphdrüsen und der Milz (und des Knochenmarkes) eine grössere oder geringere Anzahl von jenen Elementen ausspülen und in ihrem Strome mit fortführen. Der Beweis dafür liegt in dem grösseren Reichthum der Lymphe, nachdem sie die Lymphdrüsen passirt hat, gegen ihren Gehalt an Lymphkörperchen vor den Lymphdrüsen und in dem Reichthume des Milzvenenblutes an farblosen Elementen (s. S. 187). Die Abgabe von Zellen aus jenen Organen wird ersetzt durch Theilung der zurückgebliebenen Elemente. Die einzelnen Organe, Lymphdrüsen — Milz, scheinen in ihrer Thätigkeit der Lymphzellenbildung vikariirend für einander eintreten zu können, denn nach Exstirpation der Milz schwellen alle Lymphdrüsen an (s. oben S. 188).

Was die weiteren Schicksale der weissen Blutkörperchen betrifft, so geht ein kleiner Theil derselben wahrscheinlich durch fettige Degeneration zu Grunde (VIRCHOW), während ein anderer Theil sich in rothe Blutkörperchen umwandelt. Der Uebergang von weissen in rothe Blutkörperchen bildet die Quelle für Entstehung von rothen Blutkörperchen im extrauterinen Leben. Diese Umwandlung geschieht wahrscheinlich sowohl überall im Blutstrome, als in einzelnen Organen, wie in der Milz und dem Knochenmarke. Der Beweis hierfür liegt in folgenden Thatsachen: 1) v. RECKLINGHAUSEN[1] hat den Uebergang von weissen

[1] v. RECKLINGHAUSEN, Ueber die Erzeugung von rothen Blutkörperchen. M. SCHULTZE's Archiv. Bd. II. 1866.

Blutkörperchen des Frosches in rothe Blutkörperchen ausserhalb des Organismus direkt beobachtet, als er Froschblut in geglühten Porzellanschälchen auffing und dasselbe in ein grosses Glasgefäss mit feucht gehaltener, täglich erneuerter Luft brachte. Die Neubildung der rothen Blutkörperchen war nach 11—21 Tagen vollendet. 2) Die Uebergangsformen von weissen zu rothen Blutkörperchen im Venenblute der Milz (Funke) und dem Knochenmarke (Neumann, Bizzozero, Rindfleisch).

Die rothen Blutkörperchen, welche sich im Knochenmark und der Milz bilden, entstehen wahrscheinlich als kernlose Abkömmlinge des Protoplasma's besonderer Zellen, der Hämatoblasten (Rindfleisch).

Die rothen Blutkörperchen gehen, nachdem sie eine kürzere oder längere Zeit, worüber sich nichts aussagen lässt, dem Stoffwechsel gedient haben, im Blutstrome selbst zu Grunde. Sicher gehen rothe Blutkörperchen in der Milz zu Grunde, wie man aus den dort beobachteten geschrumpften rothen Blutzellen, dem Pigmente und dem Eisengehalte schliesst; ebenso im Knochenmarke. Auch in der Leber werden wahrscheinlich fortwährend rothe Blutzellen zerstört: ein Beweis dafür lässt sich nicht erbringen, aber nach dem allgemeinen Gesetze dass alle Farbstoffe des Körpers sich aus dem Blutfarbstoff bilden (Virchow), muss offenbar dort, wo so viel Bilirubin gebildet wird, auch viel Blutfarbstoff frei werden, was wohl am leichtesten durch Zerfall rother Blutkörperchen geschehen kann. Der Eisengehalt der Galle spricht ebenfalls zu Gunsten dieser Anschauung. Wo sonst noch rothe Blutkörperchen zu Grunde gehen mögen, ist bisher nicht weiter ermittelt.

Die Bildung der rothen Blutkörperchen im Foetus geschieht anders, als während des extrauterinen Lebens. Die ersten Blutkörperchen, die man in den Blutgefässen des Foetus sieht, sind farblose kernhaltige Zellen mit körnigem Inhalte, die sich von den Bildungszellen der übrigen Gewebe gar nicht unterscheiden. Aus diesen farblosen Zellen bilden sich die ersten rothen Blutkörperchen, indem sie sich nach Verlust ihrer Körner mit Ausnahme des Kernes färben. Diese ersten kernhaltigen rothen Blutkörperchen sind kugelrund, dunkler gefärbt und grösser als die rothen Blutkörperchen der Erwachsenen. Dieselben vermehren sich durch Theilung so lange, bis die Leber hervorsprosst, welche die Rolle der Blutzellenbildung übernimmt (Reichert, Kölliker). Bald darauf erscheinen im Leberblute die ersten wirklichen weissen Blutkörperchen, die wahrscheinlich aus der Milz stammen, und diese gehen selbst bald in rothe Blutkörperchen über. Um diese Zeit verlieren die rothen Blutkörperchen ihre Kerne, nehmen die bikonkave Gestalt der Blutkörperchen vom Erwachsenen an, und in der Leber selbst hört die Neubildung mit der Entwicklung der Lymyhdrüsen auf.

Das Blutplasma.

Die Kenntniss von dem Stoffwechsel des Blutplasma's ist eine sehr geringe und beschränkt sich auf die allgemeinsten Andeutungen

über die Art und Weise dieses Wechsels. Schon oben ist wahrscheinlich gemacht worden, dass die Prozesse, auf welchen der Stoffwechsel beruht, in den Geweben vor sich gehen, im Blute nur insoweit, als es selbst ein Gewebe, dessen Intercellularsubstanz flüssig geworden ist, darstellt, welches in fortwährender Strömung erhalten wird. Diese Prozesse gehen in der lebendigen Zelle unter dem Einflusse des Sauerstoffes, den die Zelle dem Blute je nach ihrem Bedarfe entzieht, vor sich; die Zelle allein regelt die Grösse des Sauerstoffverbrauches. Nach Pflüger kann man die „thierische Oxydation mit der langsamen Verbrennung des aktiven Phosphors in verdünntem Sauerstoffe vergleichen, wo nur im Phosphor die Ursache liegt, dass die chemische Bindung sich vollzieht.“

Die vielfach ausgesprochene Vermuthung, dass der Sauerstoff im Blute als „Ozon“ vorhanden sei, und zwar durch das Hämoglobin ozonisirt, ist sehr unwahrscheinlich geworden, und dem Beweise für die Anwesenheit des Ozon's im Blute, dass nämlich Blut mit Guajaktinktur bestrichenes Filtrirpapier bläut (Al. Schmidt), wird die Erklärung entgegengehalten, dass, wenn eine dünne Blutschicht auf porösem Papiere liegt, sich der Blutfarbstoff zersetzt, und eine Sauerstoff fest bindende Substanz sich bildet (Hoppe-Seyler's „Hämochromogen“), wobei wie bei jeder auf Kosten des Sauerstoffes ausgeführten Oxydation sich Ozon bildet (Pflüger).

Die Art und Weise des Stoffwechsels ist im Allgemeinen folgende:

1) Organische Bestandtheile. Vom Darmkanal aus werden fortwährend aufgenommen: a) Eiweiss, welches zum grössten Theil in Peptone verändert (oder als Acidalbumin) resorbirt werden kann. Da aber in den Körpersäften auch während einer reichlichen Mahlzeit immer nur Spuren von Peptonen aufzufinden sind, so ist wahrscheinlich, dass sie schon in den ersten Resorptionswegen wieder verändert werden, vielleicht in Serumeiweiss, das gewissermaassen allen den im Körper sich bildenden Eiweisskörpern als Muttersubstanz, aus der sie sich aufbauen, dient. Ebenso werden die Leime als Leimpeptone aufgenommen. Die in's Blut übergetretenen Eiweisssubstanzen gelangen durch den Irrigationsstrom in die Gewebe, wo ein Theil zu Gewebsbestandtheilen werden kann („Organeiweiss“), während der Rest, ohne organisirt zu werden, in seine Endprodukte, Amide u. s. w., zerfällt („cirkulirendes Eiweiss“). Im Hunger, wo aus dem Darme den Geweben kein neues Eiweiss zugeführt wird, schmilzt Organeiweiss, um die Rolle des cirkulirenden Eiweiss zu übernehmen. Die Möglichkeit eines direkten Zerfalles der Eiweisse in ihre Endprodukte lehren Versuche von Schützenberger, in denen er Eiweisse mit dem gleichen Gewichte von Aetzbaryt (letzteren in 3—4 Theilen Wasser gelöst) u. a. in hermetisch verschlossenen Gefässen auf 160—200° C. während 4—6 Tagen erhitzte. Er erhielt verschiedene Reihen von Amidosäuren, Kohlensäure und Ammoniak im Verhältniss zur Zersetzung des Harnstoffs und

des Oxamids. b) Die Fette werden zum Theil als Neutralfette, zum Theil als Fettseifen resorbirt, und aus ihnen bilden sich die Körperfette. Da mit der Nahrung aufgenommene Fettseifen sich im Körper zu den entsprechenden Fetten umbilden, so werden wahrscheinlich die im Darm gebildeten Seifen nach ihrer Resorption ebenfalls wieder in Neutralfette verwandelt (Radziejewsky, Kühne). Auch mit der Nahrung aufgenommene freie Fettsäuren werden durch die Resorption zu Neutralfetten umgebildet (J. Munk).

Fett bildet sich im Körper aber auch aus dem Eiweiss unter Abspaltung des Stickstoffes; darauf weisen hin: α) die fettige Degeneration des eiweisshaltigen Protoplasma's vieler Zellen, z. B. der Epithelzellen der Talg-, Milchdrüsen u. a.; β) die Bildung des Leichenwachses, Adipocire, aus dem Eiweiss (Leichen, welche bei Luftabschluss unter Wasser aufbewahrt werden, gehen die wachsartige Degeneration unter Bildung des Leichenwachses ein); γ) die Zunahme des Fettes in reifendem Roquefort-Käse; δ) die Zunahme des Fettes beim Stehen der Milch auf Kosten ihres Eiweissgehaltes (Hoppe). Viel ausgedehnter scheint die Bildung von Fett aus Kohlehydraten, besonders Zucker, zu sein, wofür eine ganze Reihe von Beobachtungen sprechen: α) bei der alkoholischen Gährung des Zuckers bildet sich neben Alkohol und Kohlensäure auch Glycerin, bei der sauren Gährung neben Milchsäure auch Fettsäuren; β) die Beobachtung, dass Pflanzen, welche in der Reife Oel enthalten (z. B. Oliven), im unreifen Zustande Stärke enthielten, die nach dem Verhältniss der Zunahme des Fettes abnimmt; γ) Bienen, welche lange Zeit ausschliesslich mit Zucker (Honig) gefüttert werden, hatten trotzdem viel Wachs (Fett) gebildet; δ) die Erfolge der systematischen Fütterungen (Mästungen) von Gänsen u. A., die bei fast ausschliesslicher Kohlehydratnahrung viel Fett ansetzen. Indess lassen diese Thatsachen noch eine andere Deutung zu: es ist nämlich wahrscheinlich, dass die aufgenommenen Kohlehydrate das aus dem Eiweiss gebildete Fett vor der Zersetzung schützen und auf diese Weise zur Ablagerung von Fett Veranlassung geben. Für diese Deutung spricht der Versuch, dass die Fettablagerung nicht proportional der Menge des verfütterten Kohlehydrates, sondern vielmehr der des zersetzten Fleisches zunimmt. Wenn man z. B. bei Fütterung mit gleichbleibenden Fleischmengen die Quantität der Kohlehydrate steigert, so steigt die Fettablagerung nicht, aber sie steigt sehr bedeutend im umgekehrten Falle, wenn man bei Fütterung mit gleichbleibenden Kohlehydratmengen die Fleischquantitäten steigert (Voit's Ersparnisstheorie). Diese Verhältnisse sind leichter verständlich, wenn man festhält, dass im Körper am leichtesten das cirkulirende Eiweiss zerfällt, dann der Zucker, weiterhin das aus dem Eiweiss abgespaltene Fett und zuletzt erst das im Körper abgelagerte Fett.

c) Der in der Nahrung aufgenommene Zucker, sowie der aus Stärke gebildete Zucker werden theils als solche, theils als Milchsäure resorbirt. Dieses Material wird einerseits zur Glykogenbildung in der Leber verwendet, andererseits aber direkt zu CO_2 und H_2O verbrannt.

Die Prozesse, durch welche Theile der aufgenommenen Nahrung zu Körperbestandtheilen umgewandelt werden, nennt man „Assimilation“. Die Assimilationsvorgänge sind synthetische Prozesse, während die Prozesse, durch welche die Eiweisse in Peptone, die Stärke in Zucker u. s. w. umgewandelt werden, ebenso wie die Zersetzung der Eiweisskörper

Spaltungsvorgänge darstellen. Dieser Vorgang, dass einerseits die Nahrungsstoffe vor ihrer Resorption gespalten werden, während andrerseits die Spaltungsprodukte zu synthetischen Prozessen verwendet werden, ist nach L. HERMANN[1] von doppeltem Nutzen: einmal nämlich sind die Spaltungsprodukte resorbirbarer und zweitens liefern sie ein einfacheres Baumaterial, aus dem die Synthese die so mannichfachen, komplizirten Substanzen, deren der Körper bedarf, zu erzeugen vermag.

2) Anorganische Bestandtheile. Sowohl die Salze als das Wasser werden fortwährend aus der Nahrung in's Blut aufgenommen, um durch den Irrigationsstrom in die Gewebe getragen und entweder in's Blut wieder zurück oder ganz aus dem Körper geführt zu werden, und zwar durch die Nieren, nur Wasser allein ausserdem noch durch die Lungen und die Haut. Einnahmen und Ausgaben decken sich im Allgemeinen, sodass die Blutmenge, die ca. 80 % Wasser und 20 % feste Bestandtheile enthält, ziemlich constant bleibt.

3) Der Gaswechsel des Blutes ist ausführlich schon oben behandelt worden (S. 72—78).

Wie in der allgemeinen Physiologie angedeutet worden ist, beruhen die Stoffzersetzungen im Thierkörper im Wesentlichen auf sog. oxydativen Spaltungsvorgängen. Dies folgt aus der Thatsache, dass als Resultate der Stoffzersetzung O-reichere Endprodukte auftreten.

Man kann im Allgemeinen drei Arten von Spaltungen unterscheiden, nämlich 1) die einfache, 2) die hydrolitische und 3) die oxydative Spaltung. Bei der einfachen Spaltung zerfällt die betreffende Substanz in zwei oder mehrere Verbindungen, indem Sauerstoff oder Wasserstoff an Kohlenstoffatome übergehen. Als Typus solcher Spaltung gilt die sog. alkoholische Gährung des Traubenzuckers, wobei derselbe in Alkohol und Kohlensäure zerfällt; der Prozess verläuft nach folgender Gleichung:

$$\underset{\text{Traubenzucker}}{C_6H_{12}O_6} = \underset{\text{Alkohol}}{2\,C_2H_6O} + \underset{\text{Kohlensäure.}}{2\,CO_2}$$

Als hydrolitische Spaltung bezeichnet man die Dissociation eines Körpers unter Aufnahme von Wasser. Als Typus dieser Spaltung erscheint die Umwandlung von Stärke oder Glykogen in Dextrin und Traubenzucker; dieselbe verläuft nach folgender Gleichung:

$$\underset{\text{Stärke}}{4\,C_6H_{10}O_5} + \underset{\text{Wasser}}{3\,H_2O} = \underset{\text{Dextrin}}{C_6H_{10}O_5} + \underset{\text{Traubenzucker.}}{3\,C_6H_{12}O_6}$$

Unter oxydativer Spaltung versteht man den Zerfall einer Substanz in Produkte, welche unter O-Zutritt oxydirt werden. Als Typus dieser Zersetzung mag hier die Umwandlung des Alloxans (Mesoxalylharnstoff) in Harnstoff, Oxalsäure und Kohlensäure aufgeführt werden, in welche Bestandtheile das Alloxan durch oxydirende Agentien in alkalischer Lösung übergeführt wird (v. GORUP-BESANEZ), von denen die oxalsauren Verbindungen durch O-Eintritt

[1] L. HERMANN. Ein Beitrag zum Verständniss der Verdauung und Ernährung. Zürich 1869.

noch weiter in CO_2 und H_2O oxydirt werden können. Der Zerfall geschieht nach folgender Gleichung:

$$CO\begin{matrix}\diagup NH-CO \diagdown \\ \diagdown NH-CO \diagup\end{matrix}CO + 2H_2O + O = CO\begin{matrix}\diagup NH_2 \\ \diagdown NH_2\end{matrix} + \begin{matrix}CO.OH \\ | \\ CO.OH\end{matrix} + CO_2$$

Alloxan · Harnstoff Oxalsäure Kohlensäure.

Diese Spaltungen, welche man in Analogie zu der Weingährung, in der man zuerst einen solchen Vorgang kennen gelernt hatte, als Gährungen oder Fermentationen bezeichnet hatte, werden in der Regel durch die Gegenwart von sog. Gährungserregern oder Fermenten eingeleitet, die ihrer Natur nach den Eiweisskörpern nahe stehen. Dem entsprechend werden sie in wässriger Lösung sicher bei 100°, meist schon bei 50—60°, zersetzt und ihre Wirksamkeit aufgehoben. Dagegen können einige von ihnen, wie das Emulsin und Pepsin in völlig trocknem Zustande über 100° erhitzt werden, ohne ihre Wirksamkeit einzubüssen (Hüfner), ebenso das Trypsin und das Zuckerferment des Pankreas, das selbst eine Temperatur von 150° erträgt, ohne unwirksam zu werden (Salkowski). Diese in Wasser löslichen Fermente werden auch als ungeformte Fermente bezeichnet (Typus-Diastase), im Gegensatz zu den geformten Fermenten, welche an bestimmte Organismen geknüpft sind, wie jenes Ferment, durch welches bei der Wein-, Bier- und Branntweinbereitung der Traubenzucker (Fruchtzucker und Galaktose) hydrolytisch in Alkohol und Kohlensäure zerlegt werden und das an den Hefezellen haftet, deren Zerstörung auch die Wirksamkeit des Fermentes aufhebt (das Ferment ist der Gährungspilz, Saccharomyces). Was die Ursache der oxydativen Spaltung im Thierkörper betrifft, so konnte bisher kein irgend wie beschaffenes Ferment als „Erreger" erkannt werden, vielmehr scheint das lebende Gewebe selbst diesen zerstörenden Einfluss auszuüben. Zunächst auf das Eiweissmolekül, welches als cirkulirendes Eiweiss sich in alle Gewebe verbreitet und dort der oxydativen Spaltung unterliegt, wobei einerseits eine N-haltige Gruppe (Harnstoff oder seine Vorstufen) sich loslöst, während der N-freie C-reiche Rest zur Fett- oder Zuckerbildung verwendet wird, welche für gewöhnlich durch den O weiter zu CO_2 und H_2O verbrannt werden, unter Umständen aber auch auf einer der Zwischenstufen unzersetzt stehen bleiben können, wie z. B. das Fett bei Zufuhr von Kohlehydraten. Diesem Untergange soll aber nur das cirkulirende Eiweiss preisgegeben sein, während das Organeiweiss unangetastet bleibt und nur im Hungerzustande in seinem Bestande bedroht wird. Den gewichtigsten Anhalt für diese Anschauung liefert die Thatsache, „dass die Eiweisszersetzung mit der Zufuhr eiweissartiger Stoffe zunimmt, wodurch sie unter Umständen mehr als fünfzehnmal so gross wird wie die beim Hunger, obwohl in letzterem Falle viel mehr Eiweiss abgelagert ist, als im ersteren mit der Nahrung aufgenommen wird" (Voit).

Auch Pflüger[1] unterscheidet zwei Arten von Eiweiss, denen er eine verschiedene chemische Konstitution zuspricht; nämlich das lebende Eiweiss der Zellen, welches Cyanverbindungen enthalte und das todte Eiweiss, welches aus Amiden bestehe. Wenn das todte Eiweiss (Nahrungseiweiss) organisirt wird, gehen die Amide in Cyanverbindungen über, welche leicht zersetzlich sind und demnach zuerst dem Stoffwechsel anheimfallen, wobei von dem Eiweissmolekül Kohlenstoff, Sauerstoff und Wasserstoff unter Bildung von CO_2 und H_2O abgespalten werden, während der N-haltige Rest sich theilweise wieder durch Aufnahme von O, C und H regenerirt, sodass ein und dasselbe Eiweissmolekül längere

[1] E. Pflüger. Ueber die Verbrennung in den lebenden Geweben etc. Pflüger's Archiv Bd. X. 1875.

Zeit fortleben kann, wenn ihm nur immer wieder die nöthigen Elemente zugeführt werden. Ist aber letzteres nicht der Fall, so geht das Eiweissmolekül rasch zu Grunde, wie in der That der Eiweisszerfall bei mangelhaftem O-Zutritt wesentlich gesteigert wird (A. FRÄNKEL).

Man versteht leicht, worin diese Theorien, welche beide die Unabhängigkeit der Stoffzersetzung von dem Sauerstoff lehren, sich von der alten LAVOISIER'schen Ansicht unterscheiden, nach welcher der inspirirte Sauerstoff direkt in die organischen Substanzen eintrete, um sie soweit zu oxydiren, bis als Endprodukte Wasser, Kohlensäure und Harnstoff entstehen.

Dass übrigens der Körper auch direkt kräftiger Oxydationen fähig ist, folgt aus der Thatsache, dass gefüttertes Benzol, C_6H_6, in Oxybenzol, $C_6H_5.OH$ (Phenol), übergeht, wovon ein Theil noch weiter zu Dioxybenzol, $C_6H_4(OH)_2$ (Hydrochinon, Brenzkatechin), oxydirt wird; ebenso der Uebergang von Toluol $C_6H_5.CH_3$ in Benzoësäure $C_6H_5.CO_2H$. Selbst Reduktionsprozesse hat man im Thierkörper nachweisen können, wie die Reduktion des Urobilins aus dem Bilirubin lehrt. Doch treten im Allgemeinen Reduktions- wie Oxydationsvorgänge weit zurück gegen die oxydativen Spaltungsprozesse.

Sechstes Kapitel.

Einnahmen des Gesammtorganismus.

Die Nahrungsmittel.[1]

Die Einnahmen des Gesammtorganismus an Gasen sind keine anderen, als die des Blutes. Dagegen nimmt der Gesammtorganismus namentlich in den Digestionskanal flüssige und feste Bestandtheile auf, von denen nur die eigentlichen Nahrungs- oder Nährstoffe und von diesen auch nur ein bestimmter Theil ins Blut gelangen, während der überschüssige Rest und die unbrauchbaren Theile durch die Exkremente aus dem Körper wieder entfernt werden. Nahrungsstoffe sind Eiweiss, Fett, Kohlehydrate, Salz und Wasser. Man nennt jene Substanzen, in denen flüssige oder feste Nährstoffe oder beide zusammen enthalten sind, „Nahrungsmittel“; man kann letztere auch definieren als einen technisch oder natürlich erzeugten Komplex von allerlei Nahrungsstoffen, die zu Blutbestandtheilen werden können und dem Körper zu seiner Erhaltung nothwendig sind.

Wenn man die Elemente betrachtet, aus denen die Nahrungsstoffe zusammengesetzt sind, so findet man, dass sie, wie alle organischen Substanzen, aus Stickstoff, Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff bestehen. Da alle diese Elemente schon im Eiweiss gegeben sind, so könnte man vermuthen, dass es möglich sein würde, ein Thier ausreichend mit reinem Eiweis zu ernähren. Aber eine Gans von 4 Kilo, die von Tiedemann und Gmelin ausschliesslich mit gekochtem Eiweiss ge-

[1] J. Moleschott. Physiologie d. Nahrungsmittel. 1859. v. Gorup-Besanez. Lehrbuch der physiologischen Chemie. 1874. E. Smith. Die Nahrungsmittel. Internationale Wissenschaftliche Bibliothek. Bd. VI. 1874. C. v. Voit. Physiologie des allgemeinen Stoffwechsels und der Ernährung. Leipzig 1881. in Hermann's Handbuch d. Physiologie.

füttert wurde, nahm stetig an Gewicht ab und starb endlich nach 46 Tagen, 2 Kilo schwer, am Hungertode. Nicht besser erging es einem Hunde, der täglich 500—1000 Gramm reinen Fibrins zur Nahrung erhielt: auch er nahm an Gewicht fortwährend ab und starb schliesslich den Hungertod.

Aehnliche Fütterungen mit reinem Fett, mit Kohlehydraten oder Salzen waren ebensowenig im Stande, das Leben zu erhalten. Es geht daraus hervor, dass der Organismus bei sog. „einseitiger Ernährung“ auf die Dauer nicht existiren kann.

In der That besitzen nun die Nahrungsmittel jedesmal alle einzelnen Nahrungsstoffe in sich, aber in sehr verschiedener relativer Menge zu einander, und dies Verhältniss bildet einen Punkt von grosser Bedeutung für die Qualität eines Nahrungsmittels. Im Allgemeinen hängt die Qualität eines Nahrungsmittels (ob mehr oder weniger nährfähig) von einer ganzen Reihe von Faktoren ab, und alle diese müssen bei der Beurtheilung des Werthes eines Nahrungsmittels berücksichtigt werden. Diese Faktoren sind: 1) die chemische Zusammensetzung, 2) das relative Verhältniss der einzelnen Nährstoffe in demselben, 3) ihre Verdaulichkeit und Resorptionsfähigkeit, 4) ihr Einfluss auf die Darmbewegungen und 5) die Menge von Ballast (resp. unverdaulichen Substanzen, wie Cellulose u. s. w.), die sie enthalten.

Bei der nun folgenden Lehre über Nahrungsmittel werden alle diese Faktoren gemeinschaftlich in Betracht gezogen werden.

Man unterscheidet die Nahrungsmittel als animalische und vegetabilische Nahrungsmittel und zählt zu den ersteren diejenigen, welche aus dem Thierreich, zu den letzteren solche, die aus dem Pflanzenreich stammen.

1) Die animalischen Nahrungsmittel.

Die Milch.

Milch nennt man die Flüssigkeit, welche während der letzten Zeit der Schwangerschaft und längere Zeit (10—12 Monate) nach Ausstossung der reifen Frucht aus dem Fruchtbehälter, aus der weiblichen Brustdrüse, einer typischen acinösen Drüse, abgeschieden wird. Sie ist von weisslicher oder gelblich-weisser Farbe, vollkommen undurchsichtig, von angenehm süsslichem Geschmack, besitzt alkalische Reaktion und ein spezifisches Gewicht von ca. 1025—1035. Lässt man sie einige Zeit stehen, so wird die Reaktion erst neutral, dann sauer, ohne dass aber die Milch gerinnt. Erst nach längerem Stehen an der Luft, wenn die saure Reaktion noch

intensiver geworden ist, **gerinnt** sie, indem das Kasëin durch die Milchsäure, welche sich in Folge der Milchsäuregährung aus dem Milchzucker gebildet hat, gefällt wird. Durch Sieden gerinnt frische Milch niemals. Ist die Milch frisch und von guter Qualität, so bildet sich auf ihrer Oberfläche eine dicke, gelbliche Schicht, der **Rahm**, welcher dadurch entsteht, dass die in der Milch ausserordentlich zahlreich emulgirten Milchkügelchen in Folge ihrer geringen Schwere in die Höhe steigen; diese Milchkügelchen sind es auch, denen die Milch ihre Undurchsichtigkeit verdankt. Ausser den Milchkügelchen enthält die Milch an morphotischen Bestandtheilen noch die Colostrumkörperchen, die indess nur in den ersten Tagen der Milchsekretion vorhanden sind, um dann völlig zu verschwinden. Die Colostrumkörperchen sind kugeliche Gebilde, an denen man häufig eine Membran und in ihrem Innern mehrere Fettkügelchen und einen Kern unterscheiden kann.

Die Milchkügelchen sind nichts weiter als Fetttröpfchen, die mit einer Seifenhülle umgeben sind, wie sie ebenso im Chylus in grosser Menge angetroffen werden. Doch findet man in der Milch kein so staubförmig vertheiltes Fett, wie im Chylus, wodurch die beiden Flüssigkeiten unter dem Mikroskop zu unterscheiden sind. Die Fette der Milchkügelchen sind die Glyceride von Stearin-, Palmitin- und Oelsäure, sowie von Caprin-, Capryl-, Capron- und Buttersäure. Die Colostrumkörperchen enthalten neben dem Fett auch noch Eiweiss. Die in der Milch gelösten festen Bestandtheile sind organische und unorganische; zu den ersteren zählen: 1) das Kasëin, welches der wesentliche Repräsentant der Eiweisskörper der Milch ist, deren Hauptmasse es auch ausmacht. Dasselbe wird aus der Milch durch das Labferment in grossen Ballen, durch starkes Verdünnen und Ansäuren in Flocken gefällt. Es ist unlöslich in Wasser, leicht löslich in verdünnten Säuren und Alkalien, sowie in Kalkwasser und besitzt den Charakter einer schwachen Säure, da es blaues Lakmuspapier röthet (Rochleder). 2) **Albumin**, wohl identisch mit dem Serumalbumin und wie jenes bei 70—75° C. gerinnbar; 3) ein **peptonartiger Körper** in sehr geringer Menge (wahrscheinlich **Hemialbumose**); 4) **Milchzucker**; unter dem Einflusse eines Fermentes, das sich beim Stehenlassen der Milch in derselben bildet, geht er durch Gährung in Milchsäure über: $C_6H_{12}O_6$ (Milchzucker) $= 2C_3H_6O_3$ (Milchsäure). Die anorganischen Bestandtheile sind Chloralkalien, phosphorsaure Alkalien und Erden; auffallender Weise herrschen, wie in den rothen Blutzellen, die Kaliverbindungen vor.

Die Milch der Thiere, namentlich der Hausthiere, zeigt gegen die Frauenmilch folgende quantitative Unterschiede; es enthalten nämlich (v. Gorup-Besanez):

Bestandtheile für 1000 Theile	Frauen-	Kuh-	Ziegen-	Schafs-	Esels-	Stuten-
	Milch					
Wasser	889·08	857·05	863·58	839·89	910·24	828·37
Feste Stoffe	110·92	142·95	136·42	160·11	89·76	171·63
Kaseïn	39·24	48·28	33·60	53·43	20·18	16·41
Albumin		5·76	12·99			
Butter	26·66	43·05	43·57	58·90	12·56	68·72
Milchzucker	43·64	40·37	40·04	40·98	57·02	86·50
Anorganische Salze	1·38	5·48	6·22	6·81		

Die Frauenmilch unterscheidet sich von der Kuhmilch auch qualitativ durch gewisse Differenzen in der Natur ihres Kaseïns: das Kaseïn der Frauenmilch wird nämlich durch Säuren nur in ganz feinen und zarten Flöckchen gefällt (Biedert) und ist durch die oben angegebene Methode zur Abscheidung des Kuhmilchkaseïns (Verdünnung und Ansäuerung) nicht abzuscheiden, sondern nur durch Zusatz von konzentrirter schwefelsaurer Magnesia. Die Milch der verschiedenen Thiere unterscheidet sich auch durch ihre Reaktion: die Milch der Fleischfresser (Hund, Katze) reagirt stets sauer, die des Pferdes, der Ziege und Schafe alkalisch bis neutral, die der Kuh ebenso, aber nicht selten auch schwach sauer.

Die quantitative Zusammensetzung der Milch ändert sich mit der Nahrung: bei animalischer Kost nehmen der Fettgehalt und das Kaseïn zu, während der Gehalt an Zucker geringer wird; vegetabilische Kost vermindert die absolute Menge der Milch, sowie die des Fettes und Kaseïns, erhöht aber den Zuckergehalt.

Während einer Laktationsperiode bleibt die qantitative Zusammensetzung der Milch nicht konstant, sondern ändert sich so, dass mit der Dauer derselben der Gehalt an festen Bestandtheilen zunimmt; vorzüglich sind es die Albuminate, während der Fettgehalt ziemlich gleich bleibt und der Milchzucker abnimmt. Ferner ist die Zusammensetzung der Milch abhängig: von der Tageszeit, die Abendmilch ist an Butter doppelt so reich als die Morgenmilch; vom Alter des Individuums, von 15 bis 30 Jahren nimmt der Gehalt an festen Bestandtheilen ab, von 30 bis 35 ein wenig zu, von 35 bis 40 erheblich ab, wobei die einzelnen Bestandtheile in gleicher Weise abnehmen; von der Dauer einer Milchentziehung, die zuletzt sezernirte Milch ist stets butterreicher, als die erste. Tritt während der Säugung die Menstruation ein, so vermehrt sich der Gehalt an festen Bestandtheilen.

Die Menge der Milch, welche während 24 Stunden abgesondert wird, beträgt im Mittel 1 Kilo, ist aber ausserordentlich variabel.

Physiologie der Milchsekretion. Die spezifischen Bestandtheile

der Milch werden nicht aus dem Blute in die Drüse transsudirt und von da nur entleert, sondern dieselben werden in den Drüsenzellen selbst gebildet und wahrscheinlich durch fettigen Zerfall derselben. Darauf weisen folgende Erscheinungen hin: Untersucht man die Drüsenzellen während einer Sekretionsperiode, so kann man sie in allen Stadien der Verfettung beobachten; ferner im Anfange der Sekretion das Auftreten der Colostrumkörperchen, die nichts anderes als fettig degenerirte und in diesem Zustande ausgestossene Drüsenzellen vorstellen.

Ein Einfluss des Nervensystems auf die Milchabsonderung ist jedenfalls vorhanden, da das Anlegen des Kindes an die Mutterbrust immer einen starken reflektorischen Reiz abgiebt; darauf weist auch die Thatsache hin, dass bei psychischen Erregungen eine Aenderung in der Milchsekretion eintreten kann; endlich ihre Abhängigkeit vom Zustand des Genitalapparates: die Milchbildung beginnt erst mit der Schwangerschaft und erreicht ihre Höhe nach der Entbindung. A. Röhrig hat nun gefunden, dass auf Reizung des peripheren Stückes des N. glandularis (Ast des N. spermatic. externus) die Absonderung sich erheblich beschleunigt; doch handelt es sich hierbei nur um Einwirkung auf die kontraktilen Elemente in den Ausführungsgängen, durch deren Erregung die längst gebildete Milch nur schleuniger ausgepresst wird. Die Durchschneidung des N. inferior (ebenfalls aus dem N. spermatic. externus) hat eine beträchtliche Vermehrung der Sekretion zur Folge, während elektrische Reizung des peripheren Endes die Sekretion zum Stillstand bringt. Der Einfluss dieser Nerven ist der eines vasomotorischen, wie überhaupt die Milchsekretion die weitgehendste Abhängigkeit von der Grösse des Blutdruckes zeigt. Endlich erhöht die Reizung des centralen Endes des N. papillaris (Ast des N. spermatic. externus) die Sekretion auf reflektorischem Wege.

Butter, Käse, Molken. Die Butter wird aus dem Rahm, der den grössten Theil der Fetttröpfchen enthält, gewonnen; durch Schlagen (das Buttern) werden die Hüllen der Fetttröpfchen gesprengt, worauf die Fetttropfen zusammenfliessen und in grösseren Stücken sich als feste Butter repräsentiren. Da durch dieses Verfahren aber nur die grösseren Fettropfen beeinflusst werden, während die kleinen Tröpfchen unverändert bleiben, so bleibt nach dem Buttern immer eine noch fettreiche Milch zurück, welche Buttermilch genannt wird; sie ist sauer und enthält alle Bestandtheile der Milch, nur um gewisse Fettmengen vermindert.

Gute Butter enthält im Mittel (Voit):

Wasser	7·9 %
Eiweiss	0·9 „
Fett	92·1 „

Der Käse enthält das aus der Milch gefällte Kaseïn mitsammt dem Fett. Man erhält denselben, wenn man Milch längere Zeit ruhig an einem warmen Orte stehen lässt, wobei sich Milchsäure bildet, durch welche das Kaseïn gefällt wird, oder indem man es direkt durch Hinzufügen von Labferment fällt; lässt man

die Flüssigkeit durch ein Seihtuch abtropfen, so bleibt innerhalb desselben der Käse zurück, während das Filtrat die **Molke** und zwar die süsse Molke darstellt. Erzielt man die Fällung des Kaseïns durch den Zusatz von Essigsäure, Weinsäure oder Weinstein, so hat man die saure Molke. Die Molken sind frei von Fett und Kaseïn und enthalten die restirenden Eiweisskörper, Zucker, Säuren und die Salze der Milch.

Halbfettkäse hat folgende Zusammensetzung (J. König):

Wasser	46·82 %
Feste Theile	64·25 „
Eiweiss	27·16 %
Fett	20·54 „
Milchzucker	2·97 „
Asche	3·05 „

Milchproben. Bei dem grossen Werthe, den die Milch besitzt und der Schwierigkeit der Beschaffung derselben in grösseren Städten, ist dieselbe vielfach einer Verdünnung mit Wasser ausgesetzt. Um sich von dem Grade der Konzentration zu überzeugen, bedient man sich des Aräometers (Milchprober), und bestimmt aus dem spezifischen Gewichte der Milch die Menge an festen Bestandtheilen; Milch, die ein spez. Gewicht von weit unter 1025 besitzt, erscheint jedenfalls verdünnt. Da das Aräometer aber wesentlich nur von der Menge der in Lösung befindlichen Substanzen influirt wird, so erführe man auf diesem Wege nichts über ihren Fettgehalt, weil die Milchkügelchen nur suspendirt sind.

Um auch den Fettgehalt bestimmen zu können, verdünnt man die durch die Milchkügelchen undurchsichtig gewordene Milch nach Donné in einem planparallelen Glasgefässe so lange mit Wasser, bis man durch sie hindurch eben eine Kerzenflamme sehen kann; je fetter sie ist, um so mehr Wasser muss man hinzufügen. 1 Cc. guter, nicht abgerahmter Milch muss mit 70—75 Cc. Wasser verdünnt werden, um durch eine 1 Cmtr. dicke Schicht der Mischung eine Kerzenflamme sichtbar werden zu lassen (Hoppe-Seyler).

Milchverfälschung. Da die Verdünnung der Milch sowohl durch ihre bläuliche Farbe als durch das Aräometer leicht nachzuweisen ist, so geht die Milchfälschung darauf aus, die ursprüngliche, weisse Farbe wieder herzustellen und das spezifische Gewicht zu heben, was sie durch Zusatz von gepulverter Kreide oder von feinem Weizenmehl zu erreichen sucht. Den Kreidezusatz findet man aber bald auf dem Boden, wohin er sich wegen seiner Unlöslichkeit niedersenkt; das Mehl erkennt man in einem Tropfen solcher Milch, den man mikroskopisch untersucht; man findet neben den Milchkügelchen die Amylumkörner, die durch ihre konzentrische Schichtung und die Blaufärbung durch Jod hinreichend charakterisirt sind.

Eine Fälschung der Milch durch direkt schädliche Substanzen kommt für gewöhnlich nicht vor.

Ersatz der Muttermilch. Es kann aus den verschiedensten Gründen der Fall eintreten, dass eine Mutter ihr Neugebornes nicht selbst ernähren kann; man sucht dann für dieses Kind eine sogenannte Milchmutter oder Amme, bei deren Auswahl man auf jene physiologischen Thatsachen, die sich bei der Milchsekretion ergeben haben, Rücksicht zu nehmen hat. Die Amme muss möglichst gleichaltrig mit der Mutter sein, weil sich die Zusammensetzung der Milch mit den Jahren ändert; ferner soll Mutter und Amme um die gleiche Zeit entbunden sein, weil die Milch sich während der Sekretionsperiode ändert, und die an festen Bestandtheilen reichere Milch einer älteren Amme dem Neugeborenen schaden kann.

Liegt die Unmöglichkeit vor, eine Amme beschaffen zu können, so ist man darauf angewiesen, die Frauenmilch durch die Milch der Hausthiere zu ersetzen, wofür wesentlich Kuh-, Ziegen- und Eselsmilch in Betracht kommen. Nach der obigen Tabelle sind Kuh- und Ziegenmilch reicher an festen Bestandtheilen, als die Frauenmilch und müssen deshalb verdünnt werden, was durch Wasser geschehen kann; doch sind sie ärmer an Zucker, weshalb man ihnen denselben und zwar in Gestalt von Milchzucker zusetzen muss. Eselsmilch, die ärmer an festen Bestandtheilen ist, dürfte sich zur Ernährung von Kindern, deren Verdauung heruntergekommen ist, ganz gut eignen.

Präservirte Milch. Dieselbe hat den Zweck, nach Plätzen, die sich keine natürliche Milch verschaffen können, versandt oder auf Schiffen während langer Seereisen verwendet zu werden. Man bereitet sie aus natürlicher Milch, der auf 20 Liter 1·8 Kilo Rohrzucker und eine Quantität reines Alkali zugesetzt werden; sie wird in Pfannen bei einer Temperatur von ca. 70° C. abgedampft, bis sie halbflüssig ist, worauf sie in Blechbüchsen kommt, die verlöthet werden, um die Luft abzuschliessen, und in denen sie viele Monate aufbewahrt werden kann und versandtfähig ist.

Diese Milch wird zwar, wenn sie zum Gebrauch in Wasser aufgelöst wird, gern von den Kindern genommen, weil sie sehr süss ist; auch werden die Kinder dabei fett, doch ist von dem Gebrauch derselben abzurathen, weil nach den Beobachtungen solche Kinder sehr wenig resistent sind und kleinen Anfällen, die sie sonst zu vertragen pflegen, sehr schnell erliegen.

Künstliche Milch. Das Bestreben, künstliche Milch darzustellen, führte zu folgender Kombination: Aus $^1/_4$ Liter Wasser, 30 Gramm Rohr- oder Traubenzucker, 12 Gramm trocknen Eiweisses und 1 Gramm krystallisirten kohlensauren Natrons wird ein warmes Getränk bereitet, dem 33—48 Gramm feinsten Olivenöls oder ein anderes reines Fett zugesetzt wird. Dieser Mischung, dick wie Sahne, giebt ein weiteres Viertelliter Wasser die Flüssigkeit der Milch. Der Zusatz von etwas Gallerte, ungefähr $1^3/_4$ Gramm auf ein halbes Liter, wird die Mischung der Sahne ähnlich machen, eine grössere Verdünnung mit Wasser künstliche Milch darstellen.

Diese Komposition lässt sich immerhin als Surrogat benutzen, wenn natürliche Milch durchaus nicht zu beschaffen ist.

Fleisch.

Das Fleisch, wie es die Küche erhält, ist zusammengesetzt aus Muskelfasern, Fett, Bindegewebe, Sehnengewebe, Blutgefässen u. s. w.; es ist wegen seines Reichthums an Eiweisskörpern eines der hervorragendsten Nahrungsmittel. Das Fleisch enthält: 1) eine Reihe von Eiweisskörpern (Myosin, Muskulin, Alkalialbuminat und Serumalbumin) die in der allgemeinen Muskelphysiologie näher erörtert werden, 2) leimgebende Substanz; 3) Extraktivstoffe: Kreatin, Xanthin und Hypoxanthin; 4) Kohlehydrate: Traubenzucker, Glygoken und Inosit; 5) die stickstofffreie Milch- und Inosinsäure; 6) anorganische Salze und zwar vorwiegend phosphorsaures Kali; 7) Wasser; letzteres ist in der Muskelfaser zu etwa $^3/_4$ vorhanden, während $^1/_4$ feste Substanzen enthalten sind. Abgesehen von dem Fettgewebe, welches sich zwischen den Muskelfasern befindet,

enthält jede Muskelfaser in sich eine kleine Fettmenge. Frisches mageres Ochsenfleisch enthält an festen Bestandtheilen (Bischoff und Voit):

Eiweisse	18·36
Leimgebende Substanz .	1·64
Fett	0·90
Extraktivstoffe	1·90
Asche	1·30

Die verschiedenen Fleischsorten haben dieselbe qualitative Zusammensetzung und unterscheiden sich nur quantitativ von einander, wie folgende Zusammenstellung lehrt:

<table>
<tr><th>100 Theile Fleisch von</th><th>Ochs</th><th>Kalb</th><th>Schwein</th><th>Reh</th><th>Taube</th><th>Ente</th><th>Jung. Huhn</th><th>Cyprin. barb.</th><th>Cypr. carp.</th><th>Salmo fario</th></tr>
<tr><td>enthalten an:</td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td><td></td></tr>
<tr><td>Muskelfaser . . .</td><td>15·8</td><td>15·0 (mit Glutin)</td><td>16·8</td><td>16·81</td><td>17·29</td><td>17·68</td><td>16·5</td><td>12·1</td><td>11·31</td><td>11·1</td></tr>
<tr><td>Eiweiss mit Farbst.</td><td>2·20</td><td>3·2</td><td>2·4</td><td>1·94</td><td>3·23</td><td>2·68</td><td>3·0</td><td>5·2</td><td>4·35</td><td>4·4</td></tr>
<tr><td>Glutin . . . . .</td><td>1·90</td><td>—</td><td>—</td><td>0·50</td><td>1·63</td><td>1·23</td><td>—</td><td>—</td><td>1·98</td><td>—</td></tr>
<tr><td>Alkoholextrakt mit Salzen . . .</td><td>1·80</td><td>1·7</td><td>1·7</td><td rowspan="2">4·75</td><td rowspan="2">3·64</td><td rowspan="2">4·12</td><td>1·4</td><td rowspan="2">2·7</td><td rowspan="2">3·47</td><td rowspan="2">3·8</td></tr>
<tr><td>Wasserextrakt mit Salzen . . .</td><td>1·05</td><td>1·0</td><td>0·8</td><td>1·2</td></tr>
<tr><td>Wasser und Verlust</td><td>77·17</td><td>79·7</td><td>78·3</td><td>74·63</td><td>74·23</td><td>71·76</td><td>77·3</td><td>80·0</td><td>79·78</td><td>80·5</td></tr>
</table>

Es ist also im Allgemeinen an Muskelfasern am reichsten das Fleisch der Vögel; ihm zunächst steht das Säugethierfleisch, am ärmsten daran ist das Fleisch der Fische, aber immerhin noch reich genug, um ein gutes Nahrungsmittel abzugeben, denn ihr Eiweissgehalt übertrifft den der übrigen Fleischsorten. Das Fleisch sehr junger Thiere soll sehr wenig Extraktivstoffe enthalten und deshalb weniger kräftig schmecken.

Bei der Zubereitung des Fleisches zum Geniessen muss man darauf bedacht sein, dessen Nährmaterial soviel als möglich zu konserviren, andererseits es aber auch der Einwirkung der Verdauungssäfte möglichst zugängig zu machen. Der ersten Forderung würde am meisten der Genuss des rohen Fleisches entsprechen, wobei indess den Verdauungssäften noch die Arbeit zufallen würde, die umhüllenden Gewebe des Fleisches, wie Bindesubstanzen u. s. w., aufzulösen, um die Muskelfaser selbst verdauen zu können. Man erleichtert den Verdauungssäften dies Geschäft, wenn man das rohe Fleisch mit sogenannten Wiegemessern zerkleinert. So rationell diese Zubereitung ist, so hat doch der Genuss des rohen Fleisches sich nicht einbürgern können, zum Theil aus berechtigter Furcht vor Parasiten, die durch Kochen unschädlich gemacht werden, zum Theil auch, weil erfahrungsgemäss Fleisch, immer nur in einer Form verabreicht, dem Geschmack bald widersteht.

Wenn man Fleisch in der Weise kocht, dass es, in kaltem Wasser angestellt, siedet, so wird dasselbe gewissermaassen ausgelaugt, verliert den grössten Theil seiner wesentlichen Bestandtheile und damit seinen grossen Nahrungswerth. In das Kochwasser gehen die löslichen Substanzen zum grössten Theil über: lösliches

Eiweiss, Extraktivstoffe, milchsaure und inosinsaure Salze und ganz besonders die anorganischen Salze. Wenn das Wasser eine Temperatur über 60° C. erreicht hat, so gerinnen die gelösten und extrahirten Eiweisse und werden in den Küchen als brauner auf der Oberfläche schwimmender Schaum abgeschöpft und entfernt; zugleich gerinnt aber auch das Eiweiss innerhalb des Fleisches und verhindert durch Verstopfung der Poren den weiteren Austritt von Muskelsaft, sodass das so ausgekochte Fleisch zwar sehr arm an Nährbestandtheilen ist, dieselben aber nicht vollkommen eingebüsst hat.

Geringer ist beim Kochen der Verlust des Fleisches, wenn man dasselbe in schon siedendes Wasser bringt: durch die sofortige Koagulirung der Eiweisse an seiner Oberfläche und die damit verbundene Verstopfung der Poren wird der Austritt des Muskelsaftes auf eine geringere Quantität beschränkt. Den grössten Nahrungswerth erhält man durch das Braten des Fleisches ohne Zusatz von Wasser in seinem eigenen Safte oder in Fett. Die oberflächliche Verdunstung des Saftes giebt dem Braten die dunkelbraune Färbung. Hierbei ist der Verlust am geringsten, während das Fleisch dadurch gar wird, dass die Hitze nach und nach eindringt. Die beliebte Form des Bratens, dessen Inneres noch blutig ist, erzielt man dann, wenn das Innere desselben nur auf ca. 50° C. gestiegen ist, während eine Innentemperatur von 70° C. das Eiweiss und den Blutfarbstoff gerinnen, somit auch die „blutige“ Innenzone verschwinden macht.

Das Schmoren des Fleisches steht in der Mitte zwischen Kochen und Braten: das Garwerden geschieht durch Einwirkung der das Fleich umgebenden Dämpfe. Um Fleisch für längere Zeit zu konserviren und es vor Fäulniss zu schützen, pflegt man dasselbe einzusalzen oder zu räuchern. Durch das Einsalzen verliert das Fleisch an Nahrungswerth, weil ein nicht geringer Theil des Fleischsaftes in die Salzlake übergeht.

Die Gewohnheit, die geschlachteten Thiere eine Zeit lang noch hängen zu lassen, hat den Zweck, die reichliche Bildung der Milchsäure abzuwarten, welche das Fleisch mürber, leichter verdaulich und schmackhafter macht. Daher ist im Süden, wo wegen der zu hohen Temperatur dieses Verfahren nicht geübt werden kann, das Fleisch der eben frisch geschlachteten und sofort zubereiteten Thiere sehr zähe und weniger schmackhaft. Man kann diesen Nachtheil durch Zusatz von Essigsäure einigermassen korrigiren.

Die **Fleischbrühe** ist die Flüssigkeit, welche man beim Kochen von Fleisch in Wasser erhält; in sie gehen alle in Wasser löslichen Bestandtheile des Fleisches über; sie enthält als spezifische Bestandtheile Kreatin, Inosin und Milchsäure, etwas Leim (aus dem leimgebenden Gewebe), Fett (als Fettaugen auf ihrer Oberfläche), anorganische Salze, darunter besonders Phosphorsäure und Kali, und reagirt stets sauer. Bei gleicher Grösse des Fleischstückes ist die Fleischbrühe um so reicher an festen Bestandtheilen, je langsamer das Auskochen vor sich geht, je vollständiger also die Auslaugung desselben stattfinden kann. Nach Chevreul enthält eine gute Fleischbrühe etwa $1^1/_2$% fester Stoffe.

Da das Eiweiss, das in die Fleischbrühe übergeht, gerinnt und abgeschöpft wird, so hat sie als solche keinen eigentlichen Nahrungswerth. Wenn sie trotzdem in den Haushaltungen, und besonders bei Patienten, mit Recht so sehr geschätzt ist, so erklärt sich das daraus, dass sie die

Sekretion der Verdauungssäfte, vielleicht auch die Bewegungen des Darmrohres anregt, insbesondere aber aus der anregenden Wirkung, die sie auf das Nervensystem und vorzüglich auf das Herznervensystem ausübt. Fleischbrühe mässig genossen verstärkt die Herzthätigkeit und erhöht die Pulsfrequenz (KEMMERICH), führt aber bei zu starker Konzentration genossen zu Herzstillstand in Folge ihres Gehaltes an Kalisalzen, welche ausgesprochene Herzgifte sind.

Eier.

Die Eier der Vögel, besonders der Hühner, deren man sich gern als Nahrungsmittel bedient, bestehen: 1) aus dem Eidotter, 2) dem Weissen des Eies und 3) der Schale. Das Eidotter stellt eine sehr zähe, röthliche, geruchlose, alkalisch reagirende emulsive Flüssigkeit dar; die suspendirten Formelemente sind Dotterkügelchen, feine Körnchen und Fetttropfen; die ersteren sind von einer Hülle umschlossen, deren Inhalt grösstentheils aus Fett besteht. Die chemischen Bestandtheile des Eidotters sind: 1) Vitellin, ein eigenthümlicher Eiweisskörper; 2) Fette: Palmitin, Oleïn, Cholestearin, Lecithin; 3) Traubenzucker; 4) Luteïn, ein dem Blutfarbstoff analoger, eisenhaltiger, gelber Farbstoff; 5) anorganische Salze, ähnlich vertheilt wie in den rothen Blutkörperchen, also überwiegend Kali und Phosphorsäure; 6) Wasser.

Das Weisse der Eier ist eine konzentrirte Lösung von Eieralbumin mit anhängenden Fetten, Extraktivstoffen und Salzen, welche von strukturlosen, fächerförmigen Membranen eingeschlossen ist. Die chemischen Bestandtheile sind: 1) Eieralbumin; 2) geringe Mengen von Fett; 3) Traubenzucker und Extraktivstoffe; 4) anorganische Salze, wie im Blutserum Chlor- und Natriumverbindungen vorherrschend; 5) Wasser.

Ein Ei ist etwa 40 Gramm fettem Fleisch gleichwerthig und enthält an Eiweiss und Fett soviel wie 150 Gramm Kuhmilch. Um den täglichen Eiweissbedarf zu decken, müsste ein erwachsener gesunder Mann täglich 20 Eier geniessen (VOIT).

Die Eischale ist fest und besteht vorwiegend aus kohlensaurem Kalk.

Hart gekochte Eier sind etwas schwer verdaulich, weil die Verdauungssäfte nur schwer in die harten Stücke eindringen können; dadurch dass man sie klein schneidet, erhöht man ihre Verdauungsfähigkeit ausserordentlich. Am schwersten verdaulich sind rohe Eier, wie überhaupt nicht gekochtes rohes Eiweiss für den Magen der am schwersten verdauliche Eiweisskörper ist (KÜHNE). Leicht verdaulich sind die weich gekochten Eier, am verdaulichsten sind sie, wenn man sie durch Eintropfen in heisses Wasser in Flocken gerinnen lässt.

2) Die vegetabilischen Nahrungsmittel.

Wiewohl die vegetabilischen Nahrungsmittel dieselben Bestandtheile wie die animalischen enthalten, so unterscheiden sich doch die ersteren

von den letzteren durch eine Reihe ganz bestimmter Merkmale: 1) Das Fleisch enthält die zur Ernährung nothwendigen Stoffe in konzentrirtester und leichtester Form, während die vegetabilischen Nahrungsmittel Substanzen enthalten, welche nicht allein verdaut, sondern auch vollständig umgewandelt werden müssen, ehe sie zur Resorption gelangen können, neben grossen Mengen von durchaus unverdaulichen Stoffen, die als Ballast den Digestionskanal beschweren (Cellulose). 2) Die Exkremente nach reiner Fleisch- oder reiner Pflanzennahrung sind namentlich quantitativ sehr verschieden. Sind solche Mengen Fleisch oder Pflanzenkost genommen worden, dass sie einen gleichen Nahrungswerth repräsentiren, so ist die Menge der Exkremente nach Pflanzennahrung dreimal so gross. 3) Sollen die Kohlehydrate die peristaltischen Bewegungen des Darmes derart beschleunigen, dass sein Inhalt hinausbefördert wird, bevor eine maximale Ausnutzung desselben hat eintreten können.

Die Cerealien.

Man versteht darunter die Samen der Getreidearten, welche seit den ältesten Zeiten als Nahrungsmittel verwendet ständige Begleiter menschlicher Kultur gewesen sind (Weizen, Roggen, Gerste, Hafer, Mais, Reis u. a.). Ihre Eiweisse sind: 1) ein natives, dem thierischen ähnliches Eiweiss, das als lösliches Pflanzeneiweiss bezeichnet wird; 2) ein spontan gerinnendes Pflanzenfibrin; 3) Kleber, letzterer hat die Eigenschaft Wasser zu binden und sich damit in eine zähe Masse zu verwandeln. Ihre Zusammensetzung giebt die folgende Tabelle:

In 1000 Theilen	Weizen	Roggen	Gerste	Hafer	Mais	Reis
sind enthalten:						
Wasser	129·94	138·73	144·82	108·81	120·14	92·04
Albuminstoffe	135·37	107·49	122·65	90·43	79·14	50·69
Fett	18·54	21·09	26·31	39·90	48·37	7·55
Kohlehydrate	696·19	615·08	679·67	734·92	731·99	844·71
Extraktivstoffe	—	—	—	—	7·49	—
Salze	19·96	14·61	26·55	25·94	12·87	5·01

Aus den Cerealien wird durch das Mahlen das Mehl bereitet dadurch, dass die äussere Rinde oder Schale gesprengt wird und der innere stärkehaltige Kern zu Tage tritt. Die Rinde enthält Holzfasern, etwas Stärke, Kleber und Kieselerde; mit dem auf ihrer Innenfläche in grösserer Menge vorhandenen Kleber zusammen bildet sie den Abfall beim Mahlen und wird als Kleie grösstentheils zu Viehfutter verwendet. Das feinste Mehl ist das sog. Kernmehl, welches aus dem mittleren Theile des Getreidekornes stammt und arm an eiweissartiger Substanz (Kleber), aber um so reicher an Stärkemehl ist; dazwischen steht das Griesmehl, welches

aus der Schicht zwischen Hülle und Mitte des Korns gewonnen wird. Die verschiedenen Mehlsorten differiren von einander durch ihren Gehalt an Stärke und Kleber: je mehr Stärke und je weniger Kleber das Mehl enthält, um so feiner ist dasselbe. Von den verschiedenen Cerealien liefert Weizen das feinste Mehl.

Das Brod wird aus Mehl bereitet und zwar wesentlich aus Weizen- oder Roggenmehl, wonach man es als Weizen- oder Roggenbrod unterscheidet (In gewissen Gegenden wird auch Mais- und Haferbrod bereitet). Die Brodbereitung besteht darin, dass man aus Mehl und Wasser einen Teig anrichtet, denselben salzt und ihn durch Zusatz eines Gährungsmittels gähren lasst, wobei die entwickelte Kohlensäure den Teig blasig auseinander treibt und porös macht. Hierauf wird der zu Broden geformte Teig in den Backofen geschoben und einer erhöhten Temperatur (200—270° C.) ausgesetzt, um gar zu werden. Durch das Backen wird ein Theil der Stärke in Wasser löslich, ein anderer Theil wird in Dextrin und weitere Zersetzungsprodukte umgewandelt. Die braune Kruste, welche gebackenes Brod auf seiner Oberfläche zeigt, ist durch eine Umwandlung des Stärkemehls entstanden.

Die Güte des Brodes und deren Werth für die Ernährung hängt von der Beschaffenheit des Mehles, von der Leitung des Gährungsprozesses und dem Backen selbst ab. Weizen- und Roggenbrod pflegen von heller Farbe zu sein und werden deshalb Weissbrod genannt; wird dem Roggenmehl mehr oder weniger an Roggenkleie zugesetzt, so erhält man das Schwarzbrod. Dasselbe hat einen wesentlich geringeren Nährwerth, als Weissbrod, weil von ihm vor Allem das oben für die Kohlehydrate im Allgemeinen Gesagte gilt, dass es viel Exkremente und eine vorzeitige Austreibung des Darminhalts verursacht. Letzteres geschieht durch das in der Kleie vorhandene Cerealin (Mège-Mouriès), welches Milch- und Buttersäuregährung einleiten soll, deren Produkte wahrscheinlich jene Wirkung auf den Darm ausüben.

Unter den verschiedenen Sorten Weissbrod ist das Weizenbrod mit Recht am meisten geschätzt.

Die Hülsenfrüchte (Leguminosen).

Zu den Hülsenfrüchten zählen die Erbsen, Bohnen, Linsen u. s. w.; sie enthalten einen spezifischen Eiweisskörper, das Legumin, das wegen seiner Aehnlichkeit mit dem Kaseïn auch Pflanzenkaseïn genannt wird.

Die Kartoffeln.

Die Kartoffel ist eine knollenartige Wurzelanschwellung, deren Gewebe aus polyedrischen Zellen besteht; ihren Inhalt bilden grosse Stärkekörner; die Membran ist unverdauliche Cellulose.

Das Gemüse.

Das Gemüse hat, ebenso wie die grünen Pflanzen, z. B. Salat u. a., nur geringen Nahrungswerth. Dieselben enthalten vornehmlich stickstofflose Verbindungen: Dextrin, Gummi, Zucker, aber auch eiweissartige Stoffe und sind sehr reich an Cellulose; in dem jungen Gemüse ist die umhüllende Haut noch sehr dünn und verdaulich, weshalb dasselbe dem älteren weit vorzuziehen ist. Die folgende Tabelle giebt über die Zusammensetzung die nöthige Auskunft (incl. Kartoffeln):

In 1000 Theilen	Linsen	Erbsen	Bohnen	Grünkohl	Kartoffeln	Blumenkohl	Gurken
Wasser . . .	113·18	145·04	128·55	800·70	727·46	918·87	971·40
Albuminstoffe .	264·94	223·52	220·32	140·90	13·23	5·00	1·30
Kohlehydrate .	518·22	576·19	576·57	640·40	237·73	18·00	26·19
Extraktivstoffe	—	11·84	33·26	—	9·77	—	0·40
Fette	24·01	19·66	15·97	40·0	1·56	—	—
Salze	16·65	23·75	25·33	—	10·25	7·55	—

3) Die Würz- oder Genussmittel.

Die Würz- oder Genussmittel sind Substanzen, die zwar keiner Nahrung fehlen dürfen, wenn dieselbe geniessbar sein soll, die aber trotzdem keinen Nahrungswerth, sondern nur, wie der Name besagt, den Werth eines Genussmittels besitzen. Das verbreiteste und so zu sagen primitivste Genussmittel ist das Kochsalz; ferner gehören hierher Pfeffer, Senf u. a. m. Eine andere Art der Genussmittel bilden Kaffe und Thee, endlich die sogen. alkoholischen Getränke, Bier, Wein u. s. w. Alle diese Körper sind für die Ernährung von Bedeutung, weil sie den Geschmack, die Sekretion der Verdauungssäfte und das Nervensystem anregen.

4) Die Getränke.

Das Wasser, wovon schon ein grosser Theil mit den Nahrungsmitteln dem Körper zugeführt wird, muss auch selbstständig als solches aufgenommen werden, wobei man auf Reinheit desselben zu achten hat. Als reinstes Wasser ist offenbar das der atmosphärischen Niederschläge, also des Regens, zn betrachten; dasselbe reagirt gewöhnlich sauer, manchmal auch alkalisch (Smith), enthält Spuren von phosphor-, schwefel- und salpetersauren Salzen, Chlorverbindungen und Ammoniak, daneben mikroskopische Thierchen und atmosphärische Luft. Alle diese Bestandtheile sind nur in sehr geringen Mengen vorhanden. Reines Wasser ist vollständig geruch- und farblos. Enthält das Wasser sehr viel Kalksalze, so spricht man von hartem, im Gegentheil von weichem Wasser. Das

nächst reinste Wasser ist das Quellwasser, dem das Wasser aus grossen Seen und tiefen Brunnen folgt.

Verunreinigungen des Wassers können entstehen durch Imprägnirung desselben mit organischen Stoffen, aber auch ein sehr reicher Gehalt an Kochsalz, Ammoniak und salpetriger Säure weist auf Verunreinigung durch Zersetzung organischer Substanzen hin; solches Wasser muss als gesundheitsschädlich vermieden werden.

Wasser, das viele organische Substanzen aufgelöst enthält, ist gewöhnlich nicht farblos, sondern es erscheint gelblich und von deutlichem Geruch. Der Nachweis der organischen Substanzen im Wasser lässt sich durch Zusatz einer Lösung von übermangansaurem Kali führen, dessen hellrothe Farbe verschwindet, indem es durch die vorhandenen organischen Beimengungen zu Mangansuperoxyd reduzirt wird. Der Kochsalzgehalt lässt sich durch schon früher angegebene Proben qualitativ und quantitativ bestimmen. Der Ammoniakgehalt wird durch „Nessler's" Reagens ermittelt. Setzt man dasselbe zu Wasser hinzu und erfolgt eine gelbe oder braune Färbung, so ist mehr Ammoniak vorhanden. Nessler's Reagens wird in folgender Weise bereitet: Man löst 35 Gramm Jodkalium in etwas destillirtem Wasser und fügt eine starke wässerige Lösung von Quecksilberchlorid so lange hinzu, bis der durch Schütteln verschwindende Niederschlag sich nicht mehr auflöst. Die ganze Flüssigkeit wird filtrirt, dem Filtrat werden 120 Gramm kaustischen Natrons in starker Wasserlösung zugesetzt und dasselbe bis zu einem Liter verdünnt, indem man gleichzeitig 5 Cc. gesättigter Quecksilberchloridlösung hinzufügt. Endlich lässt man absetzen und dekantirt die klare Flüssigkeit.

Salpetrige Säure oder salpetrigsaure Salze lassen sich durch Zusatz von Jodkalium, Essigsäure und Stärkekleister zu 100 Cc. des Wassers ermitteln, indem blaue Färbung die Anwesenheit jener Salze anzeigt.

Kaffee und Thee. Beide Getränkarten sind Aufgüsse, im ersten Falle der fein gemahlnen Bohnen (Früchte) des Kaffeebaumes (Coffea arabica), im andern Falle der grünen Pflanzentheile des Theestrauches (Thea chinensis und des Yerbastrauches, Ilex paraguayensis); sie enthalten aber beide dasselbe Alkaloid: Theïn oder Kaffeïn (Methyltheobromin).

Die Theeblätter enthalten gegen 2—5% Theïn, ein ätherisches Oel von 0·5—1·0%, Gerbsäure (diese Säure verleiht dem Thee bei längerem Stehen den bitteren Geschmack), Legumin, Dextrin, Cellulose, Gummi, ein Harz und Oxalsäure. Die Kaffeebohnen enthalten 0·5—1% Kaffeïn, Kaffeegerbsäure, 6—8% Zucker, Fett, Legumin und Cellulose. Durch das Rösten der Kaffeebohnen bilden sich aus den in Wasser löslichen Stoffen aromatische Substanzen.

Es sind enthalten:

	in einer Tasse Kaffee (15 Gr. Bohnen)	in einer Tasse Thee (5 Gr. Blätter)	
Extrakt	3·82		1·68
Kaffeïn	0·26	Theïn	0·07
Oel	0·78	Sonstige N-Verb.	0·47
N-freies Extrakt	2·17		0·96
Asche	0·61		0·18

Beide Getränke wirken nur als Reizmittel. Ihre Wirkung zeigt sich bei mässigem Genuss in einer Zunahme der Herzschläge und einer angenehmen Anregung der Empfindungsnerven. Wird in dem Genuss nicht Maass gehalten, so entstehen lebhaftes Herzklopfen, Ohrensausen, Schwindel, Erbrechen u. s. w.; alle diese Erscheinungen weisen darauf hin, dass es sich bei ihrem Genuss um Reizung des Nervensystems handelt.

Alkoholische Getränke. Dieselben werden vorzugsweise aus Traubensaft (Wein), Palmsaft (Palmwein), Milch (Kumis), Reis (Arrac), Gerste (Bier) und Kartoffeln (Branntwein) durch die alkoholische Gährung des in diesen Substanzen aus der Stärke gebildeten Zuckers dargestellt. Man geniesst die alkoholischen Getränke wegen ihres Alkoholgehaltes, der sehr wechselnd ist: am reichsten an Alkohol ist der Arrac (61 %, ähnlich der aus Wein hergestellte Cognac und der aus Zuckerrohrmelasse gewonnene Rum), dann folgen die südlichen Weine, wie Cap, Madeira, Port, Sherry (Xeres) und die Ungarweine (18—22 %); hierauf die rothen Bordeaux und die französischen Weissweine (10—20 %), endlich die Rhein- und Moselweine (8—12 %). Die alkoholreichsten Biere sind die englischen Porter und Ale mit 4—8 %; die bairischen Exportbiere mit 4 %, das schwächste ist das Berliner Weissbier mit 2 % Alkohol.

Neben dem Alkohol sind in den Weinen noch enthalten: Zucker, organische Säuren und deren Salze (Weinsäure, Aepfelsäure, Essigsäure), Spuren von Gummi und Eiweiss, ferner ätherische Oele, Gerbstoffe, Farbstoffe, Kohlensäure und anorganische Salze. Das Bier enthält neben Alkohol, Kohlensäure und aromatischen Substanzen (des Hopfen's) vorzüglich Dextrin und Zucker, kleine Mengen von Eiweiss, Glycerin, Milch-, Essig- und Bernsteinsäure, sowie anorganische Salze. Obgleich im Wein gewisse Nahrungsstoffe enthalten sind und der Alkohol selbst als Nahrungsstoff bezeichnet werden kann, da er etwas Eiweiss und Fett vor der Zersetzung schützt, so ist der Nährwerth der Weine doch ein geringer und tritt weit zurück gegen ihren Werth als Genussmittel. Auch das Bier ist wesentlich ein Genussmittel, obgleich es durch seinen Gehalt an Dextrin und Zucker als Nahrungsmittel etwas höher zu stellen wäre, als der Wein (kleine Dosen von Alkohol verringern den Eiweisszerfall um ca. 6 % [J. Munk], die Sauerstoffaufnahme um 18 % und die Kohlensäureabgabe um 20 % [Boek und Bauer]). Der Alkohol wird im Körper grösstentheils zu CO_2 und H_2O verbrannt, ein geringer Theil wird in Dampfform durch Haut und Lunge ausgeschieden.

Absoluter Werth eines Nahrungsmittels.

Wenngleich stickstoffhaltige, sowie stickstofffreie Nahrungsstoffe zur Ernährung nothwendig sind, so erfordert doch eine rationelle Ernährung ein bestimmtes Verhältniss dieser beiden Stoffe in der Nahrung, und der absolute Werth eines Nahrungsmittels ist durch dieses Verhältniss bestimmt.

Um den absoluten Werth eines Nahrungsmittels zu bestimmen, untersuchte man auf jenes Verhältniss dasjenige Nahrungsmittel, wovon sich

der Neugeborene ausschliesslich ernährt und dabei stetig wächst, die **Milch**, andrerseits wurden entsprechende systematische Fütterungen auf Veranlassung von J. v. LIEBIG und PLAYFAIR angestellt. Es ergab sich dabei für die zweckmässigste Ernährung ein Verhältniss der stickstoffhaltigen zur stickstofffreien Nahrung, wie 1 : 4 · 5, wobei zu bemerken ist, dass 17 Gewichtstheile Stärke mit 10 Gewichtstheilen Fett gleichwerthig sind (VOIT). In wie weit entsprechen nun unsere Nahrungsmittel diesem Verhältniss?

			stickstoffhaltige		stickstofffreie
Die Kuhmilch	enthält	auf	10	:	30
Die Frauenmilch	„	„	10	:	40
Schaffleisch gemästet	„	„	10	:	27
Schweinefleisch „	„	„	10	:	30
Ochsenfleisch „	„	„	10	:	17
Hasenfleisch	„	„	10	:	2
Kalbfleisch	„	„	10	:	1
Weizenmehl	„	„	10	:	46
Hafermehl	„	„	10	:	50
Roggenmehl	„	„	10	:	57
Gerste	„	„	10	:	57
Reis	„	„	10	:	123
Buchweizenmehl	„	„	10	:	130
Linsen	„	„	10	:	21
Bohnen	„	„	10	:	22
Erbsen	„	„	10	:	23
Kartoffeln, weisse	„	„	10	:	86
Kartoffeln, blaue	„	„	10	:	115

Danach würden die Milch und die besten Cerealien am meisten dem verlangten Verhältnisse entsprechen, während das Fleisch in seinem Nahrungswerth zurücktreten würde. Doch ist noch ein Umstand zu berücksichtigen, nämlich der, dass im Fleische gewissermaassen die ganze Mischung eine konzentrirtere ist, als in den Cerealien, wodurch schon geringe Mengen genügen, um eine grössere Quantität von Nährstoffen einzuführen, während von den Cerealien weit grössere Mengen gebraucht werden, die in dieser Masse durch die Verdauung nicht bewältigt werden können und unbenutzt den Darm wieder verlassen (s. oben).

Bei Betrachtung der Tabelle sieht man ferner, dass man leicht Kombinationen herstellen kann, die der Milch und dem Weizenmehle gleichkommen.

Sehr lehrreich ist die folgende Tabelle, in welcher die Mengen von bestimmten Nahrungsmitteln angegeben sind, welche aufgenommen werden müssen, um den täglichen Bedarf an Eiweiss und Kohlehydraten zu decken:

Nähräquivalente für den täglichen Bedarf eines arbeitenden Mannes.

an Albuminstoffen Kostmaass 137 Gramm		an Kohlehydraten Kostmaass 472 Gramm	
Käse	272	Speck	450
Erbsen	520	Mais	801
Fettarmes Fleisch	588	Weizenmehl	824
Weizenmehl	796	Reis	896
Eier (18 Stück)	905	Erbsen	919
Mais	989	Käse	1160
Schwarzbrod	1430	Schwarzbrod	1346
Reis	1868	Eier (43 Stück)	2231
Milch	2905	Fettarmes Fleisch	2620
Kartoffeln	4575	Kartoffeln	3124
Speck	4796	Milch	4652
Weisskohl	7625	Weisskohl	9318
Weisse Rüben	8714	Weisse Rüben	10650
Bier	17000	Bier	13160

Die Grösse des täglichen Nahrungsbedürfnisses.

Die Grösse des täglichen Nahrungsbedürfnisses wird nach den verschiedenen Individuen und in verschiedenen physiologischen Zuständen sehr veränderlich sein müssen; dieselbe hängt ferner noch ab von der Grösse der Arbeitsleistung und der Grösse des Wärmeverlustes. Zunächst wird offenbar ein Organismus, der im Wachsen begriffen ist, der also neben seinem täglichen Bedarf auch noch an Gewicht gewinnen soll, mehr nöthig haben, als der ausgewachsene Organismus, der nur seine laufenden Ausgaben zu decken hat. Verschiedene Individuen verbrauchen mehr oder weniger als andere, je nach ihrem Körpergewicht.

Die Werthe, um die es sich in der Untersuchung handelt, betreffen diejenigen Mengen von stickstoffhaltiger oder stickstofffreier Nahrung und Wasser, von welchen ein erwachsener Mensch für 24 Stunden nöthig hat, um sein Körpergewicht zu konserviren und die nöthige tägliche Arbeit zu leisten; die Zahlen sind einer Aufstellung entnommen, welche Pettenkofer und Voit auf Grund der Untersuchung über den Stoffumsatz eines 28 jährigen, 70 Kilo schweren Arbeiters gegeben hatten; daneben finden sich Resultate von Moleschott, Forster und Valentin angegeben.

In 24 Stunden in Grammen	Pettenkofer u. Voit		Moleschott	Forster	Valentin
	Diät bei Ruhe	Diät bei Arbeit	Diät bei mässiger Arbeit	Diät bei mässiger Arbeit	Diät bei mässiger Arbeit
Eiweisse	137	137	130	131·2	116·928
Fett	72	173	84	88·5	129·728
Kohlehydrate	352	352	404	392·3	263·088
Stickstoff	19·5	19·5	—	—	—
Kohlenstoff	283	356	—	—	—
Anorganische Salze	—	—	30	—	19·727
Wasser	—	—	2800	2945·9	2626·840

Das Resultat der verschiedenen Beobachtungen ist ein nahezu übereinstimmendes; das Verhältniss der stickstoffhaltigen zu den stickstofffreien Nahrungsstoffen verhält sich wie $1:3^1/_2$—5, befindet sich also ebenfalls in genügender Übereinstimmung mit den obigen Angaben.

Siebentes Kapitel.

Die Ausgaben des Organismus und die Bilanz seines Stoffwechsels.

I. Die Ausgaben.

Die Ausgaben, welche der Organismus beständig macht, bestehen in gasförmigen, flüssigen und festen Substanzen; es sind Auswurfsstoffe, die ihn auf verschiedenen Wegen verlassen, und zwar: 1) durch die Lungen (Kohlensäure und Wasserdampf), 2) durch die Nieren (Harn), 3) durch den Darm (Exkremente), 4) durch die Haut (Perspirationsluft, Schweiss und Talg); 5) erleidet der Organismus ständig einen Verlust dadurch, dass die obersten Schichten seiner Epidermis, sowie die diesen entsprechenden Gebilde der Nägel und der Haare allmälig verhornen und fortwährend abgestossen werden. Gleiches Schicksal erfahren die obersten Zellen des geschichteten Pflasterepithels in der Rachen- und Mundschleimhaut, in den Harn- und Geschlechtsorganen und der Conjunctiva, die mit den betreffenden Sekreten der Schleimhäute fortgespült werden. Durch diese verhornten Zellen werden gewisse Mengen von Stickstoff und Schwefel aus dem Organismus fortgeführt.

Neben diesen beständigen Ausgaben giebt der Organismus zeitweise nicht unbedeutende Mengen seiner Bestandtheile aus in der Milch, den Eiern und der Samenflüssigkeit.

Die Qualität und Quantität aller dieser Ausgaben, die grösstentheils Ausgaben des Blutes selbst bilden, sind schon früher an den verschiedensten Orten bestimmt worden.

II. Bilanz der Einnahmen und Ausgaben.[1]

Nachdem die Einnahmen und Ausgaben des Körpers festgestellt worden sind, wird es sich darum handeln zu ermitteln, wie gross die

[1] Bidder und Schmidt. Die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel 1852. Bischoff und Voit. Die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers 1860. C. v. Voit. Physiologie etc.

Einnahmen sein müssen, wenn die mit dem Ablauf des Lebens verbundenen, durch die chemisch-physikalischen Prozesse des Stoffwechsels bedingten Ausgaben gedeckt werden sollen und zwar so, dass die Zusammensetzung des Körpers weder qualitativ noch quantitativ eine Veränderung erleidet, also weder eine Gewichtszunahme noch eine Gewichtsabnahme im Ganzen sowohl, wie in den einzelnen Geweben stattfindet. Die Darstellung dieses Verhältnisses bildet die Lehre von der „Ernährung".

Offenbar kann man 3 Fälle behandeln; es können: 1) die Einnahmen geringer sein, als die Ausgaben, 2) Einnahmen und Ausgaben können gleich sein, und 3) die Einnahmen können grösser als die Ausgaben sein. Der einfachste Fall ist der erste, mit dessen Darstellung auch begonnen werden soll.

1. Stoffwechsel im Hunger.

Um jenen ersten Fall vollständig zu vereinfachen, soll der Stoffwechsel für den Zustand berechnet werden, in welchem die Einnahmen des Körpers allein in dem inspirirten Sauerstoff der atmosphärischen Luft, eventuell wie in den Versuchen von Bidder und Schmidt und Bischoff-Voit in geringen Wassermengen bestehen. Um die Grösse des Stoffumsatzes im Hunger (Inanition) kennen zu lernen, in welcher Zeit der Organismus von seinem eignen Leibe zehrt, bestimmt man täglich das Gewicht des Thieres und untersucht qualitativ und quantitativ seine Ausscheidungen (Exspirationsluft, Harn u. s. w., namentlich Harnstoff und Kohlensäure), die jedesmal ein Maass für den Stoffwechsel bilden. Durch Analyse dieser Ausscheidungen erfährt man, wieviel der Körper im Hungerzustande täglich an Stickstoff, Kohlenstoff etc. verloren hat. Um nun weiter zu ermitteln, in welcher Weise die einzelnen Gewebe an diesem Verluste partizipiren, bestimmte Schmidt die elementare Zusammensetzung von fettfreiem Fleische auf seinen Stickstoffgehalt, verglich diesen mit der während des Hungers ausgeschiedenen Stickstoffmenge und berechnete daraus unter der Annahme, dass aller Stickstoff in den Ausscheidungen aus verbrauchter Muskelsubstanz herrühre, den Verlust an Eiweiss, resp. Fleisch. In dem Fleisch ist aber eine gewisse Kohlenstoffmenge enthalten, die von der durch Lunge, Harn und Exkrementen ausgeschiedenen Kohlenstoffmenge subtrahirt den Verlust des Körpers an Kohle, die nicht aus der Umsetzung von Eiweissen stammt, darstellt. Diese leitet Schmidt aus den oxydirten Fetten ab. Werden diese Verluste des Körpers an Eiweiss und Fett vom Gesammtverlust abgezogen, so erhält man den Verlust des Körpers an Wasser.

Es zeigte sich nun: 1) dass das hungernde Thier einen Gewichtsverlust erfährt, der, abgesehen von den ersten Tagen, in welchen die

Ausscheidungen noch von den letzten Fütterungsperioden her grösser sind, ziemlich gleichmässig bis zum Tode abläuft. Erwachsene Thiere (Hunde, Katzen) starben erst, wenn sie die Hälfte ihres Körpergewichtes verloren hatten (CHOSSAT), jüngere Thiere schon früher, ganz junge schon nach einem Gewichtsverlust von 20 %. 2) Die Harnstoffausscheidung ist vom 4.—5. Hungertage ab zunächst ziemlich konstant und beträgt pro die ca. 15 Gramm; bis dahin nimmt sie aber sehr schnell ab und zwar um so schneller, jemehr Eiweiss die Nahrung enthalten hatte. Die Grösse der Harnstoffausscheidung ist abhängig von dem durch den Einfluss der Inanition täglich resultirenden Körpergewichte und sinkt daher später fast kontinuirlich bis zum Tode. 3) Die Kohlensäureexhalation sinkt, die letzten Tage vor dem Tode ausgenommen, langsamer als das Körpergewicht, sodass von der Gewichtseinheit des Thieres eine täglich zunehmende Kohlensäuremenge exhalirt wird. Der exhalirte Wasserdampf sinkt ziemlich stetig, indess schneller als die ausgeschiedene Kohlensäure. 4) Die Sauerstoffaufnahme nimmt stetig ab. 5) Die einzelnen Gewebe partizipiren in der Weise an dem Verlust, dass er absolut am grössten bei den Muskeln ist (relativ aber nur ca. 30 %), darauf folgt das Fettgewebe (der relative Verlust desselben aber ist am grössten, denn es sind 97 %, also fast alles Fett verschwunden), hierauf folgen die Haut, die Knochen, die Leber, das Blut und der Darmkanal; fast nichts verlieren des Herz und die nervösen Centralorgane (ca. 3 %); dagegen ist die Wasserabgabe eine sehr grosse. 6) Auf die einzelnen Ausscheidungswege vertheilen sich die Ausgaben so, dass von dem Wasser ca. $^3/_4$ durch die Nieren, $^1/_4$ durch Haut und Lungen ausgeführt werden; von der Kohle gehen ca. $^9/_{10}$ durch die Lungen, $^1/_{10}$ durch Harn und Exkremente; von dem Stickstoff geht fast die ganze Menge durch den Harn, ebenso von den Salzen. 7) Drei Tage vor Eintritt des Hungertodes nimmt die Temperatur des Thieres sehr rasch ab.

In 18 Hungertagen verlor die Katze (BIDDER und SCHMIDT) an Körpergewicht 1197 Gramm; davon kommen auf:

Eiweisse . .	204·43 Gr.	= 17·01 %	Totalverlust
Fette . . .	132·75 „	= 11·05 „	„
Wasser . .	863·82 „	= 71·91 „	„.

(131·52 Grm. Wasser wurden während dieser Zeit aufgenommen).

Dieser Gesammtverlust vertheilt sich auf die einzelnen Ausscheidungswege in folgender Weise:

Es gehen von	durch Nieren	durch Lungen	durch Haut	durch Exkremente
Wasser (863·82 + 131·52)	699·4 Gr. = 70·2 %	260·82 = 26·1 %		35·1 = 3·7 %
Kohle 205·96 . . .	13·186 „ = 6·4 „	190·78 = 92·6 %	—	1·993 = 1·0 „
Stickstoff 30·81 . . .	30·81 „ = 100 „	—	—	—
Salze 10·03	9·798 „ = 97·6 „	—	—	0·235 = 2·4 „

2. Stoffwechsel bei ausreichender und überschüssiger Nahrung.

Die einfachste Vorstellung, die sich aus der Untersuchung des Stoffwechsels im Hunger ergiebt, ist offenbar die, dass es gelingen müsste, ein Individuum dadurch im Körpergleichgewicht zu erhalten, dass man demselben eine dem Verluste während des Hungers äquivalente Menge von Einnahmen in Gestalt der Nahrung zuführt; man würde also das Individuum im Stickstoffgleichgewichte dadurch erhalten, dass man ihm diejenige Stickstoffmenge im Eiweiss mit der Nahrung giebt, die es im Hungerzustande ausscheidet. Indess bestätigt sich diese Voraussetzung durchaus nicht, vielmehr wächst mit der Zufuhr stickstoffhaltiger Nahrung auch die Stickstoffausscheidung der Art, dass von Neuem ein Stickstoffdefizit eintritt, indem der Körper von dem eigenen Leibe zusetzt. Erst bei einer gewissen Höhe der Aufnahme von stickstoffhaltiger Nahrung wird nicht mehr Stickstoff abgegeben, als der Aufnahme entspricht, d. h. der Körper befindet sich im Stickstoffgleichgewicht. Dieser Fall tritt dann ein, wenn mindestens $2^1/_2$ Mal so viel Stickstoff mit der Nahrung eingeführt wird, als das Thier im Hungerzustande oder bei stickstofffreier Kost ausschied.

Die Stickstoffausscheidung resp. die Eiweisszersetzung hängt indess nicht allein von der Grösse der Eiweisszufuhr, sondern auch von der Grösse des Individuums ab: das grössere Individuum zersetzt mehr, als das kleine; das letztere braucht demnach weniger, als das erstere, um in's Stickstoffgleichgewicht zu kommen. Im Allgemeinen wird dieses Gleichgewicht dann erreicht, wenn die täglich eingenommene Nahrung $^1/_{20}$—$^1/_{25}$ des Körpergewichtes beträgt. Erhält ein Thier mehr Fleisch, als eben angegeben worden ist, so beginnt es „Fleisch“, d. h. N-haltige Körpersubstanz anzusetzen; es nimmt an Gewicht zu und bedarf nunmehr wieder einer grösseren Fleischzufuhr, um neuerdings das N-Gleichgewicht zu erreichen oder, um bei reiner Fleischzufuhr an Gewicht zu gewinnen, ist eine fortwährende Steigerung der Zufuhr erforderlich. Da dieser Steigerung der Zufuhr aber eine natürliche Grenze gesetzt ist durch die Menge von Eiweiss, welche der Darm zu vertragen im Stande ist, so kann man wohl einen Organismus auf dem irgendwie erzeugten hohen Eiweissstand erhalten, aber man kann keine Mästung an Fleisch bewirken. Hierzu bedarf man des Zusatzes von Fett.

Wird nämlich neben Fleisch Fett gefüttert, so tritt eine Ersparniss N-haltiger Körpersubstanz ein, insofern Fleischmengen, die allein nicht genügt hatten, um den Bedarf zu decken, nunmehr einen Gleichgewichtszustand herbeiführen. Bei gleicher Fleischzufuhr beträgt die durch Fettzusatz bedingte Ersparniss an N-haltiger Leibessubstanz im Mittel 7 %

(in Maximo 15%) des vorher umgesetzten Fleisches. Es wird daher derselbe Organismus auf diesem Wege bei geringeren Fleischrationen ein N-Gleichgewicht erreichen und durch Steigerung des Eiweissgenusses (neben reichlichem Fett) am meisten Fleisch und Fett ansetzen. Aus demselben Grunde wird ein fettreicher Organismus unter meist gleichen Bedingungen der N-Aufnahme früher in's N-Gleichgewicht kommen, als ein fettarmer, weil das Körperfett in diesem Fall dieselbe Rolle spielt, wie das Fett der Nahrung.

In gleicher Weise wie Fett bewirkt Zusatz von Kohlehydraten, z. B. Zucker, zur Fleischkost eine Ersparniss im N-Umsatz und zwar um fast 10%. Man hat sich vorzustellen, dass bei Gegenwart von Fett oder Zucker eine den letzteren äquivalente Menge von Eiweisssubstanzen vor dem Zerfall bewahrt wird oder dass die Anwesenheit von Fett und Kohlehydraten die Bedingungen des Eiweisszerfalles ihrer Intensität nach schwächen (Pettenkofer und Voit).

Man vermag daher durch Zufuhr von Kohlehydraten neben Eiweiss einen beträchtlichen Fettansatz am Körper zu erzielen, eine Erfahrung, welche die Praxis künstlicher Mästung schon seit langer Zeit kennt. Eine Mästung auf diesem Wege ist namentlich bei den Herbivoren zu erreichen, aber auch für den Fleischfresser erreicht man unter gleichen Bedingungen einen Fettansatz. Dieses so gebildete Fett verdankt man aber nicht einer direkten Umbildung der Kohlehydrate, sondern die Ablagerung des Fettes ist darauf zurückzuführen, dass, wie schon S. 193 bemerkt worden ist, der Zucker durch seine rasche Zersetzung einen äquivalenten Antheil des beim Zerfall der Eiweisskörper gebildeten Fettes vor der Oxydation bewahrt, sodass sich dieses im Körper ablagern kann.

Dass die Fettbildung auf diese Weise zu erklären ist, dafür spricht die ebenfalls dort angeführte Thatsache, dass reine Zuckerfütterung niemals zu Fettansatz führt (Hoppe-Seyler).

In gleicher Weise äussert sich der Einfluss des neben dem Fleisch gefütterten Leimes sogar in noch höherem Grade. Nach Bischoff und Voit bedingt ein Zusatz von Leim zur Fleischnahrung ein N-Gleichgewicht bei einer Fleischmenge, die allein nicht im Stande ist, jenen Gleichgewichtszustand herzustellen; bei Mehrzufuhr von Leim kann sogar ein Ansatz N-haltiger Körpersubstanz und von Fett eintreten. Dagegen ist der Leim ebensowenig wie das Fett und die Kohlehydrate im Stande, das Eiweiss der Nahrung zu ersetzen, obgleich jeder einzelne der gefütterten Stoffe den Umsatz N-haltiger Körpersubstanz verringert.

Erhält der Fleischfresser N-freie Kost, so scheidet er in gleicher Weise wie im Hungerzustande N aus; dieser kann nur aus der Zersetzung von N-haltiger Körpersubstanz selbst stammen. Bemerkenswerth ist hierbei noch die Thatsache, dass bei N-freier Kost die Ausscheidungsgrösse,

die sich früher, abgesehen von der N- und C-Abgabe, ziemlich gleichmässig über Harn einerseits, Lungen und Haut andererseits vertheilt hatte, durch Haut und Lungen im Durchschnitt doppelt so gross ist, als durch den Harn.

Das Schicksal des mit der Nahrung eingeführten Eiweisses ist schon früher dahin erläutert worden, dass ein Theil in stabileres Organeiweiss, ein anderer Theil in leicht zersetzbares Cirkulationseiweiss umgewandelt wird („Luxuskonsumption"). Für diese Anschauung spricht neben den oben angeführten Gründen die folgende Beobachtung: Es steht fest, dass reichliche Eiweisszufuhr unmittelbar und zwar schon innerhalb der nächsten 24 Stunden die N-Ausscheidung entsprechend steigert. Nur schwer könnte man sich vorstellen, dass innerhalb dieser kurzen Zeit die eingeführten Eiweissstofle schon in organisirtes Eiweiss übergeführt, und dieses wieder bis in seine Endprodukte (Harnstoff, Harnsäure u. s. w.) zersetzt worden sei. Nach allen bisherigen Erfahrungen nimmt der Prozess der Neubildung und des Zerfalles mehr Zeit in Anspruch, als hier verflossen ist.

Da die durch den Harn ausgeschiedenen N-Mengen nur zum geringsten Theile aus dem Organeiweiss, die bei weitem grösste Menge aber von dem Zerfalle des Cirkulationseiweisses herrührt, so muss die Ausscheidung von N ziemlich proportional mit der Grösse der Eiweissaufnahme steigen und fallen. Werden Eiweissstoffe dem Körper nicht mehr zugeführt, wie bei N-freier Kost oder im Hunger, so geräth zunächst das noch vorhandene Circulationseiweiss in Zerfall; daher die noch hohe N-Ausscheidung im Beginne der Inanition. Ist das Cirkulationseiweiss verbraucht, so wird die N-Ausfuhr geringer, bleibt indess auf ziemlich gleicher Höhe, und diese Konstanz der N-Ausscheidung in der späteren Hungerperiode ist der Ausdruck der Zersetzung, welcher das Organeiweiss unterworfen ist. Die Grösse dieses Werthes entspricht der N-Menge, welche während der Inanition zur Ausscheidung gelangt; sie beträgt ca. 1 % von dem Bestande an Organeiweiss, sodass der gesammte übrige N, welcher bei Nahrungsaufnahme zur Ausscheidung gelangt, auf den Zerfall des Cirkulationseiweisses zu beziehen ist.

Die Gesetze des Stoffwechsels, wie sie eben für den Karnivoren entwickelt worden sind, lassen sich vollgültig auf den Menschen übertragen (Voit, Pettenkofer, J. Ranke). Wenn auch der Mensch bei ausschliesslicher Fleischkost zu vollständigem Gleichgewicht seiner Einnahmen und Ausgaben kommen kann, so bedarf es hierzu doch ausserordentlich grosser Fleischmengen. So zeigt die Erfahrung (Banting-Kur), dass bei Zufuhr überreicher Fleischmengen eine Abnahme des Körpergewichtes eintritt, indem der Umsatz N-haltigen Materials durch die reine Fleischnahrung ausserordentlich gesteigert wird. Andrerseits lehrt die

Erfahrung und bestätigt der Versuch, dass durch gemischte Kost nicht nur das Gleichgewicht, sondern auch die Leistungsfähigkeit des Körpers am ehesten erreicht wird, wie nach den obigen Auseinandersetzungen leicht verständlich ist. Nach Pettenkofer und Voit bedarf ein erwachsener Arbeiter zu ausreichender Ernährung im Mittel:

137 Gramm trockenes Eiweiss,
117 „ Fett,
352 „ Kohlehydrate,

Bestimmungen, die mit den Angaben von Playfair, Moleschott u. A. (s. S. 250) für das tägliche Kostmaass genügend übereinstimmen.

Zur Uebersicht der einzelnen Posten an Einnahmen und Ausgaben diene die folgende von Voit und Pettenkofer entworfene, für die vorliegenden Zwecke vereinfachte Tabelle über den Haushalt des Menschen: Tabelle I bei einer Kost von mittlerem Eiweissgehalt, wie sie der Durchschnittskost entspricht; Tabelle II bei sehr eiweissreicher Kost.

Tabelle I.

	a. Einnahmen.	b. Ausgaben in 24 Stunden.			a—b
	Gramm	α) Harn	β) Koth	γ) Resp. und Perspiration	
Bestandth.	3342·7	1343·1	114·5	1739·7	145·3
H_2O	2016·3	1278·6	82.9	828·0	— 173·2
C	315·5	12·6	14·5	248·6	+ 39·8
H	46·9	2·8	2·2	—	+ 41·9
N	19·5	17·4	2·1	—	0·0
O	920·6	13·7	7·2	663·1	+ 236·0
Asche	23·9	18·1	5·9	—	— 0·1

Tabelle II.

	a. Einnahmen.	b. Ausgaben in 24 Stunden.			a—b
	Gramm	α) Harn	β) Koth	γ) Resp. und Perspiration	
Bestandth.	5389·6	2324·3	258·8	2245·6	+ 561·2
H_2O	3682·8	2205·3	209·0	1207·5	+ 61
C	415·3	22·0	22·8	283·1	+ 87·6
H	61·5	7·4	3·4	—	+ 50·7
N	42·6	32·9	3·3	—	+ 6·5
O	1146·7	29·5	11·3	755·0	+ 350·9
Asche	43·3	27·3	9·2	—	— 0·1

Bei einer Kost von mittlerem Eiweissgehalt, wie in Tabelle I, besteht also das N-Gleichgewicht, bei eiweissreicher Kost nach Tabelle II ein geringer N-Ansatz.

Was die Menge der ausgeschiedenen Exkremente betrifft, so ist dieselbe beim Menschen nach gemischter Kost erheblich höher, als bei reinen Fleischfressern; sie beträgt 3—5 % der Einnahmen, während Hunde bei ausschliesslicher Fleischfütterung nur ca. 1 % der Einnahmen mit dem Koth ausstossen. Abgesehen von N und O vertheilen sich die übrigen Ausgaben annähernd gleichmässig, einerseits auf Harn, andrerseits auf Lungen und Haut.

Die Bedeutung der Genussmittel für den Stoffwechsel ist schon oben (S. 209) erläutert worden.

Was die anorganischen Verbindungen betrifft, so steht fest, dass zum Aufbau organisirten Gewebes neben der Zufuhr von Eiweiss, Fetten und Kohlehydraten das Vorhandensein gewisser Salze unumgänglich nothwendig ist, insbesondene der Kali- und Natronsalze in Verbindung mit Chlor und Phosphorsäure. Den ersten Rang unter diesen Salzen nimmt das $NaCl$ ein, demnächst KCl und das saure phosphorsaure Kali, KH_2PO_4; $ClNa$ bildet den Hauptbestandtheil der Gewebsasche. Abgesehen von seiner Bedeutung als Gewürz ist eine stetige Zufuhr von $NaCl$ notwendig, um den Verlust zu decken, den die Organe bei den Stoffwechselvorgängen daran erleiden, da es in beträchtlicher Menge (10 — 16 Gramm pro die) durch den Harn zur Ausscheidung gelangt. Bei Entziehung von $NaCl$ wird noch eine Zeit lang (3 — 5 Tage) $NaCl$ durch den Harn ausgeschieden, das einen Verlust der Gewebe selbst daran herbeiführt. Wird nun von Neuem $NaCl$ dem Körper wieder zugeführt, so steigt die Kochsalzausfuhr nicht sogleich wieder, sondern dasselbe wird in den Geweben so lange zurückbehalten, bis diese ihren früheren Kochsalzgehalt wieder erlangt haben. Bei sehr reichlicher Kochsalzaufnahme wächst zugleich die N-Ausscheidung um ein Geringes (Voit). Die Kalisalze sind für die Wachsthumsvorgänge von grosser Bedeutung, dazu sind sie ein bedeutendes Erregungsmittel für Herz und Gefässthätigkeit (Kemmerich). Wie nothwendig die Zufuhr dieser Salze ist, geht daraus hervor, dass ein im N-Gleichgewicht befindlicher Hund zu Grunde geht, sobald die Zufuhr von Chloriden und Phosphaten gänzlich aufgehoben wird oder nur unter eine bestimmte Grenze sinkt (Forster). Die Phosphate des Kalks und der Magnesia haben noch die Bedeutung, dass sie in erheblicher Menge beim Aufbau des Knochengerüstes verwendet werden.

Von grossem Interesse ist endlich der Stoffwechsel während angestrengter Thätigkeit, wovon die folgende Tabelle ein Bild entwerfen soll:

Tabelle III.

	a. Einnahmen.	b. Ausgaben in 24 Stunden.			a—b
	Gramm	α) Harn	β) Koth	γ) Respiration	
Bestandth.	4263·5	1182·8	88·0	3326·7	— 334·0
H_2O	2691·5	1116·0	61·4	2042·5	— 517·4
C	315·5	12·1	12·1	350·2	— 59·2
H	46·9	2·65	1·80	—	— 16·2
N	19·47	17·26	1·77	—	+ 0·44
O	1165·5	13·32	6·00	934·00	— 257·7
Asche	24·6	21·17	4·90	—	— 1·47

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass bei der Muskelthätigkeit nicht sowohl stickstoffhaltige, als vielmehr stickstofffreie Verbindungen verbrannt werden, insbesondere wenn man sie mit Tabelle I (S. 221) vergleicht; ein Resultat, das in einem späteren Kapitel (s. Muskeln) noch weitere Bestätigung finden wird.

Zweiter Abschnitt.

Die Leistungen des Organismus.

Erstes Kapitel.

Thierische Wärme.

1. Die Temperatur des Menschen und der Thiere.

Die Temperatur des Menschen. Der Mensch besitzt eine von der umgebenden Temperatur innerhalb gewisser Grenzen unabhängige Eigenwärme, die an verschiedenen Körperstellen geringe Differenzen aufweist; am höchsten ist sie im Blut, darauf folgen die Körperhöhlen, zuletzt die äussere Haut. Da beim Menschen die Temperaturmessung im Blute selbst nicht ausgeführt werden kann, so bestimmt man die Temperatur in einigen Körperhöhlen, und zwar: 1) in der Achselhöhle welche durch Anlegen des Armes an den Rumpf möglichst geschlossen wird; an dieser Lokalität pflegt man im Allgemeinen mit Vorliebe die Messung am Krankenbette vorzunehmen; 2) im Rectum; 3) in der Vagina; 4) in der Mundhöhle unter der Zunge. Die Messungen, mit Quecksilberthermometern ausgeführt, ergeben eine Normaltemperatur von 36·5 bis 37·5° C. mit kleinen Differenzen an den einzelnen Orten. An der äusseren Körperoberfläche, der Haut, ist die Temperatur bedeutend geringer, und erleidet nicht unbedeutende Veränderungen, die von der Temperatur der Umgebung abhängig sind.

Die mittlere Körpertemperatur unterliegt gewissen Schwankungen, durch welche sie eine geringe Steigerung oder Herabsetzung erfahren kann. Dieselben sind: 1) periodische, stets wiederkehrende Schwankungen. Dahin gehört die Schwankung a) mit der Tageszeit. Bärensprung,[1] der an sich selbst in der Achselhöhle diese täglichen Schwankungen beobachtete, giebt dafür folgende Zahlen:

[1] Bärensprung. Archiv f. Anatomie und Physiologie. 1851.

Morgens zwischen 5—7 Uhr	36·68° C.
von 7— 11 Uhr (im Mittel)	37·04° -
Nachmittags zwischen 4 u. 5 Uhr Steigen bis .	37·48° -
Nachts von 2—4 Uhr Sinken bis	36·31° -

Dieselben Temperaturschwankungen findet man im „Fieber", einem Symptom, das die verschiedensten pathologischen Zustände begleitet und in einer abnorm erhöhten Temperatur des Körpers besteht. b) Mit der Nahrungsaufnahme; dieselbe bewirkt jedesmal eine Steigerung der Temperatur; fällt die Nahrungsaufnahme in die positive tägliche Temperaturschwankung, so wird die letztere noch mehr erhöht, fällt sie in die negative Schwankung, so wird dieselbe aufgehalten, fällt also geringer aus. Bei verhungernden Thieren, deren Temperatur ebenfalls tägliche Schwankungen zeigt, nimmt sie kontinuirlich ab bis zu 20° C., einer Temperaturherabsetzung, bei welcher der Tod eintritt, der durch Wärmezufuhr (Aufenthalt in einem Backofen) aufgehalten werden kann. c) Mit dem Alter; dieselben sind viel geringer, als die vorhergehenden und betragen: der Neugeborne (im Rectum geprüft) hat eine Temperatur von 37·91° C., nach 10 Tagen 37·68°; bei vollendeter Pubertät hat das Individuum eine Temperatur von 37·12°, dieselbe hält sich bis zum 40. und 50. Jahre, wo sie etwas niedriger, 36·93°, geworden ist, um im Greisenalter mit 80 Jahren auf 37·46° C. zu steigen.

2) Zufällige Schwankungen; solche treten auf: a) nach körperlicher Anstrengung; dieselbe vermehrt die Temperatur, wie Jedermann aus Erfahrung weiss, um 0·3—0·7° C. (Davy); wenn man das Rückenmark tetanisirt, also eine Thätigkeit sämmtlicher Rumpf- und Extremitätenmuskeln hervorruft, so kann die Temperatur bis auf 40° C. steigen.

Den höchsten Grad von Temperatursteigerung hat man bei Trismus und Tetanus, einer Affektion, die mit Zuckungen und Krämpfen sämmtlicher Muskeln einhergeht, beobachtet, 43—44·7·° C. Im Allgemeinen kann man annehmen, dass eine Temperatursteigerung bis zu 42° C., wie sie in fieberhaften Krankheiten, Typhus, Pyämie etc. vorkommt, tödtlich wird.

b) Nach geistiger Anstrengung soll ebenfalls Temperatursteigerung beobachtet worden sein.

c) Nach Wärmezufuhr und Wärmeentziehung; diese Momente kommen in Betracht bei Anwendung der verschiedenen Bäder: warme und kalte Bäder, Dampfbäder u. s. w.

Temperatur der Thiere. Die übrigen Säugethiere haben eine dem Menschen vollkommen gleiche Temperatur; eine viel höhere Temperatur besitzen die Vögel; sie beträgt 40—44° C.; in beiden Thierklassen schwankt die Temperatur, wie beim Menschen, innerhalb sehr enger Grenzen und in Abhängigkeit von denselben Faktoren. Dagegen hört die Konstanz

der Eigenwärme bei den nächsten Thierklassen, den Amphibien, Reptilien und Fischen auf; ihre Temperatur ist durchaus abhängig von der Temperatur der Umgebung, übertrifft dieselbe aber stets um den kleinen Werth von 0·5—1° C. Man pflegte früher die Thiere nach ihrer Temperatur als Warm- und Kaltblüter zu bezeichnen, man unterscheidet sie aber besser als Homöothermen und Poikilothermen. Zu jenen zählen Säugethiere und Vögel, die ihre Eigenwärme gegenüber dem Temperaturwechsel der Umgebung nahezu konstant erhalten, zu diesen die übrigen Thiere, als wechselwarme, deren Eigenwärme von der Temperatur des umgebenden Mediums abhängig ist.

Auch die Wirbellosen besitzen eine Eigenwärme, die ebenfalls von der Umgebungstemperatur abhängt; dass ihnen aber die Fähigkeit zukommt, Wärme in sich zu entwickeln, geht aus der Beobachtung hervor, dass sie, besonders in grossen Klumpen zusammenliegend, wie das im Winter z. B. bei den Bienen der Fall ist, sehr bedeutende Temperaturen entwickeln. So findet man in Bienenstöcken im Winter eine Temperatur von 30—32° C., im Sommer 33—36°, zur Zeit des Ausschwärmens selbst 40°.

Temperaturtopographie.

1) Temperatur des Blutes. Für die Untersuchung des Blutes in den verschiedenen Gefässprovinzen reicht das gewöhnliche Thermometer nicht mehr aus; man benutzt nach Cl. Bernard[1] Thermometer mit sehr langem Stiel oder thermoëlektrische Nadeln. Im Allgemeinen besitzt das Blut die höchste Temperatur des Körpers von 38—39° C.

Die Temperatur des arteriellen und venösen Blutes bestimmt Cl. Bernard durch die Untersuchung der Blutwärme im rechten und linken Herzventrikel; er fand die Temperatur im rechten Ventrikel stets etwa um 0·2—0·6° C. höher, als im linken Ventrikel, eine Angabe, die von Heidenhain vollständig bestätigt werden konnte. Das Venenblut des Kopfes und der Extremitäten ist kälter als das entsprechende arterielle Blut; das Aortenblut wird, während es die Kapillargefässe des Darms und der Leber durchströmt, bedeutend wärmer. Das Aortenblut hat eine Temperatur von 38·4°, das der Porta 39·5°, das der Vena hepatica 39·7° C. (die höchste Temperatur des Körpers); sehr gering temperirt ist das Blut der Vena cava superior mit 35·08, die Vena cruralis mit 37·20°, die Vena cava inferior, die das heisse Blut der Lebervene aufnimmt 38·11° C. (Cl. Bernard).

Die geringe Temperatur des Blutes in der linken Herzkammer gegenüber dem rechten Ventrikelblut leitete Cl. Bernard aus einer Abkühlung des Blutes durch die Berührung mit der Luft und der Wasserverdunstung in den Lungen ab,

[1] Cl. Bernard. Leç. d. phys. expér. Bd. I.

indess hat Heidenhain die Temperaturdifferenz auch noch nach Einathmung blutwarmer mit Wasserdämpfen gesättigter Luft sehen können, sodass dieser Einfluss, der gewiss vorhanden sein kann, nicht allein zur Erklärung ausreicht. Wird dagegen die Bauchhöhle eröffnet und unter das Zwerchfell, da wo das rechte Herz auf demselben aufliegt, eine Schweinsblase mit kaltem Wasser gebracht, so schwindet die Temperaturdifferenz; es kann sogar, wenn das Wasser in der Blase kalt genug ist, das Verhältniss sich umkehren und das Blut im rechten Herzen kühler geworden sein, als im linken.

Die oberflächlich gelegenen Venen des Kopfes und der Extremitäten sind der Abkühlung so sehr ausgesetzt, dass ihre niedrige Temperatur gegen das entsprechende arterielle Blut nur natürlich erscheint.

Die hohe Temperatur des Lebervenenblutes erklärte Cl. Bernard aus einer stärkeren Wärmequelle in der Leber, dagegen haben Gavarret und Hoppe-Seyler darauf aufmerksam gemacht, wie sehr geschützt die Leber vor Abkühlung ist und aus dem geringen Wärmeverlust die dort hohe Temperatur zu erklären versucht. Eine Entscheidung hierüber hat noch nicht getroffen werden können.

Eine Ausnahme unter den Säugethieren machen die sogenannten Winterschläfer: das Murmelthier, der Siebenschläfer u. s. w.; dieselben nähern sich in ihren Temperaturverhältnissen den Poikilothermen, da sie in ähnlicher Weise von der Aussentemperatur abhängig sind und, wenn dieselbe sehr niedrig wird, in einen Erstarrungszustand verfallen, bei dem der ganze Stoffwechsel sehr verringert ist. Das ist der Zustand des „Winterschlafes", in den sie bei Eintritt der niedrigen Wintertemperatur gerathen und während des ganzen Winters verharren; sie haben in diesem Zustande nur eine Temperatur von 5° C. Sobald sie in ein warmes Zimmer gebracht aus dem Winterschlafe erwachen, als auch bei Eintritt der warmen Frühlingstemperatur steigert sich ihre Körpertemperatur in 20—30 Minuten auf die normale Säugethiertemperatur (A. Horwath); sie erscheinen also im Sommer als Homöothermen, im Winter als Poikilothermen.

2) Temperatur der Körperhöhlen und der Haut. Die Temperatur in der Achselhöhle liegt zwischen 36·25° und 37·5° C.; in der Unterzungengegend ist sie um 0·25—0·5° höher, im Rectum, in der Blase und der Vagina um 0·8—1·1° C. höher, als in der Achselhöhle (Wunderlich). Die Temperatur der äusseren Haut ist weit niedriger und je nach der Umgebungstemperatur nicht unerheblichen Schwankungen unterworfen.

Die Temperatur einer jeden Körperstelle ist abhängig: a) von der Grösse seiner Wärmequelle — eine solche Wärmequelle sei vorläufig für jedes Gewerbe angenommen —, b) von dem Wärmeverlust. Dieser letztere ist wieder abhängig: α) von der Grösse der Oberfläche des sich abkühlenden Körpers; β) von der Temperatur der Umgebung; γ) von der Wärmeleitungsfähigkeit des umgebenden Mediums; δ) von ihrer Wärmekapazität. Aus diesen beiden Faktoren würde sich die Temperatur eines jeden Organes ableiten lassen, aber es tritt noch ein dritter Factor von hervorragender Bedeutung hinzu, nämlich der Blutstrom, welcher fortwährend Wärme von den wärmeren zu den kälteren Stellen hinträgt. Am meisten kommt hierbei die äussere Haut in Betracht, deren Wärme-

quelle nur gering ist und die bei ihrer fortwährenden Berührung mit der stets niedriger temperirten Luft viel Wärme an dieselbe abgeben muss. Dieser Verlust wird immer wieder von dem Blutstrom ausgeglichen, indem er der Haut aus dem Inneren des Körpers Wärme zuführt. Da die Menge der zugeführten Wärme von der Blutmenge abhängt, so wird jede Erweiterung der Hautgefässe, die einen reichlicheren Blutzufluss gestattet, von einer Erhöhung der Temperatur, in diesem Falle der Hauttemperatur, gefolgt sein. Die Weite der Gefässe wird aber von den Gefässnerven regulirt und ihre Durchschneidung wird, da sie eine Erweiterung zur Folge kat, die Temperatur steigern, wie in der That nach der Durchschneidung des Halssympathicus die Temperatur des Ohres erhöht ist, während die Reizung, da sie die Gefässe verengert, die Temperatur herabsetzen muss.

Aus demselben Grunde kann die Reizung sensibler Nerven, deren verengernder oder erweiternder Einfluss auf die Gefässnerven oben (S. 67) gezeigt worden ist, zu Temperaturveränderungen Veranlassung geben.

Im Allgemeinen ergiebt sich nun, dass das Körperinnere einen Kern von relativ grosser Ausdehnung mit der höchsten und nahezu konstanten Temperatur darstellt. Diesem gegenüber steht die Körperoberfläche, welche fortwährend der Abkühlung ausgesetzt ist, mit der niedrigsten Temperatur. Zwischen diesem Kern mit gleichmässiger Wärme und der äusseren kalten Rindenschicht befindet sich endlich eine Zwischenzone, in der man die allmäligen Uebergangstemperaturen von der höheren Temperatur des Kernes zu der niederen Temperatur der Rinde findet.[1]

2. Entstehung der thierischen Wärme.

Die Wärme, welche der Thierkörper besitzt, wird in ihm selbst fortwährend erzeugt und zwar durch die chemischen Prozesse, welche unaufhörlich im Körper vor sich gehen. Es sind die verbrennlichen Moleküle des Thierkörpers selbst, der Eiweisse, Fette u. s. w., welche, in Zerfall begriffen, durch den inspirirten Sauerstoff fortwährend verbrannt werden und eine bestimmte Verbrennungswärme besitzen. Sie stellen im Körper vorhandene Spannkräfte dar, welche fortwährend in lebendige Kraft, Wärme, übergeführt werden. Die Endprodukte dieser langsamen Verbrennung im Körper werden vornehmlich durch die Kohlensäure der Expirationsluft, das Wasser und den Harnstoff repräsentirt; die Grösse dieser Ausscheidungen dient sonach als ein Maass für die chemischen Vorgänge und somit auch für die gebildete Wärmemenge, denn die Wärme, welche bei der Verbrennung von Eiweiss, Fett u. s. w. zu Harnstoff und Wasser

[1] J. Rosenthal. Zur Kenntniss der Wärmeregulirung bei den warmblütigen Thieren. Erlangen 1872.

und Kohlensäure im Körper entsteht, ist dieselbe wie bei der Verbrennung ausserhalb des Körpers, die in bestimmter Weise jedesmal durch den Versuch und die Rechnung ermittelt werden kann.

Die Wärmemenge, welche bei der chemischen Verbindung zweier Körper entsteht, ist unter allen Verhältnissen dieselbe und muss stets dem Verlust an Spannkraft gleich oder äquivalent sein; ebenso wird bei der chemischen Trennung zweier Körper, der Desoxydation, dieselbe Menge von lebendiger Kraft in Spannkraft zurückgeführt resp. Wärme gebunden werden. Man kann die bei der chemischen Verbindung entstehende Wärme mit Hülfe der Wärmeeinheit (Kalorie) messen (s. S. 4). Die entstehende Wärmemenge hängt ab: 1) von der chemischen Differenz der beiden Körper, und 2) von der Höhe der Oxydationsstufe. Doch ist sie der letzteren nicht proportional, sondern es kommt noch der Aggregatzustand der neu entstandenen Verbindung in Betracht, je nachdem dieselbe gasförmig, flüssig oder fest ist, indem jedesmal, wenn ein Körper aus einem festeren Aggregatzustand in einen weniger festen übergeht, Wärme gebunden wird, die sich von der entwickelten Wärme subtrahirt. Wird z. B. ein Kohlenstoffatom zu Kohlenoxyd verbrannt, so ist die dabei entstehende Wärmemenge geringer, als bei der Verbrennung des Kohlenoxyds zu Kohlensäure, weil in letzterem Falle ein gasförmiger Körper auch wieder zu einem Gas verbrannt wird, während bei der Verbindung des ersten Sauerstoffatomes das eine Kohlenstoffatom aus dem Komplex der anderen Kohlenstoffatome abgerückt und in den gasförmigen Zustand übergeführt wird.

Von grosser Wichtigkeit ist die Frage, ob irgend eine Verbindung, die aus mehreren Kohlen- und Wasserstoffatomen besteht, bei ihrer Oxydation zu Wasser und Kohlensäure ebensoviel Wärme entwickelt, wenn sie direkt in ihre Endprodukte zerfällt oder erst durch Zwischenstufen hindurch auf ihre Endprodukte verbrannt wird? Der Versuch lehrt, dass jedesmal nur soviel Wärme entwickelt wird, als wenn der Kohlenstoff u. s. w. direkt in seine Endprodukte verbrannt worden wäre.

Dass die thierische Wärme in der That durch die chemischen Prozesse des Thierkörpers erzeugt wird, darauf weisen Beobachtungen hin, welche zeigen, dass die thierische Wärme mit einer Reihe von Erscheinungen des Stoffwechsels in innigster Beziehung steht und mit denselben auf- und abschwankt; dahin gehören:

1) Die täglichen Wärmeschwankungen eines Thieres verlaufen parallel mit der täglichen Kohlensäure- und Harnstoffausscheidung (S. 75 und 121).

2) Bei längerem Hungern, wo die Grösse der Kohlensäureausscheidung herabgesetzt wird, nimmt auch die Wärmeproduction und damit die Körperwärme ab (S. 217).

3) Während der Verdauung nimmt die Kohlensäureausscheidung, ebenso aber auch die Wärmeproduktion bedeutend zu (S. 225).

4) Kinder und junge Thiere produziren auf die Einheit des Körpergewichts berechnet fast doppelt soviel Kohlensäure als Erwachsene (S. 74), deshalb ist auch ihre Eigenwärme eine höhere.

5) Findet man höhere Temperatur da, wo nachweisbar chemische Prozesse stattfinden, wie z. B. in den Speicheldrüsen die Temperatur bei lebhafter Sekretion gegenüber dem Ruhezustande erhöht ist (S. 104).

6) Die Menge des absorbirten Sauerstoffes steht in einem bestimmten Verhältniss zur thierischen Wärme: nach Regnault und Reiset absorbirt ein Kilogramm Kaninchen in 1 Stunde 0·914 Grm. Sauerstoff und hat eine Durchschnittstemperatur von 38° C., während ein Kilogramm Huhn 1·186 Grm. Sauerstoff absorbirt und eine Körpertemperatur von 43·9° C. besitzt.

Nachdem Lavoisier zuerst gelehrt hatte, dass jede Verbrennung mit Sauerstoffverbrauch einhergeht (1789), hatte er auch die Athmung als eine einfache Verbrennung gedeutet und zuerst die thierische Wärme als Folge dieser Verbrennung aufgefasst, deren Sitz er aber ausschliesslich in die Lunge verlegte, während dieselbe überall in den Geweben vor sich geht.

Wenn auch alle diese Thatsachen mit höchster Wahrscheinlichkeit für die obige Ableitung sprechen, dass die thierische Wärme nur das Resultat des Stoffwechsels ist, so wird der definitive Beweis dafür erst erbracht sein, wenn sich eine Wärmebilanz aufstellen lassen wird, in der Wärmebildung (Einnahmen) und Wärmeverbrauch (Ausgaben) sich decken.

3. Die Wärmeausgaben des Körpers.

Der Körper verausgabt von seinem Wärmevorrath fortwährend gewisse Wärmemengen und zwar auf folgenden Wegen:

1) Alle gasigen, flüssigen und festen Einnahmen des Körpers (Luft, Getränke und Speisen) sind geringer temperirt, als seine gasigen, flüssigen und festen Ausgaben (Expirationsluft, Harn und Exkremente). Die letzteren haben also dem Körper bestimmte Wärmequantitäten entzogen. Die Grösse dieses Wärmeverlustes ist abhängig von der Wärmekapazität der eingeführten Substanzen und der Temperaturdifferenz zwischen ihnen und dem Körper.

2) Sowohl von der Haut, als ganz besonders von den Lungen findet fortwährend eine Wasserverdunstung statt, bei welcher nicht unbedeutende Mengen von Wärme gebunden werden, wie das jedesmal geschieht, wenn ein Körper aus einem dichteren in einen weniger dichten Aggregatzustand übergeht; die Grösse des Verlustes ist abhängig von der Differenz der Temperatur und der Feuchtigkeit der Körperoberfläche gegen die der umgebenden Luft.

3) Den grössten Verlust an Wärme erleidet der Körper durch Leitung und Strahlung von der freien Oberfläche des Körpers. Inwieweit Wärme dabei verloren geht, hängt ab: a) von der Temperaturdifferenz zwischen Körper und Umgebung, b) von der Wärmekapazität und Leitungsfähigkeit der Umgebung.

Die ganzen Betrachtungen beziehen sich ausschliesslich auf den Ruhezustand der Muskeln; Herz- und Athemmuskeln, deren Thätigkeit niemals auszuschalten ist, werden hierbei vernachlässigt.

4. Die Wärmeeinnahmen des Körpers (Wärmequelle).

Die chemischen Prozesse, durch welche die thierische Wärme entsteht, bedingen einen beständigen Verbrauch von Körpersubstanz. Dieser Verbrauch wird durch die Nahrungsaufnahme ersetzt, sodass die Nahrungsmittel die Spannkräfte darstellen, welche weiterhin durch die chemischen Prozesse in lebendige Kraft, Wärme, umgesetzt werden. Die Nahrungsmittel und der Sauerstoff bieten demnach das Material für die Wärmebildung resp. die Wärmeeinnahmen des Körpers, und die Grösse dieser Wärmeeinnahme ist gleich der Verbrennungswärme der in einer bestimmten Zeit aufgenommenen Mengen von Eiweiss, Fett, Sauerstoff u. s. w. zu ihren Endprodukten Harnstoff u. a. minus der Temperatur der Egesta. Die Bestimmung der Verbrennungswärme geschieht mittelst des Kalorimeters, die Berechnung wird in Kalorien gegeben.

Diese Berechnung ist zunächst von Dulong und Despretz ausgeführt worden; sie hat ergeben, dass von der vom Körper verausgabten Wärme sich nur 75—80 % aus der Verbrennungswärme der Ingesta minus Egesta berechnen lassen, also ein Defizit von 19—25 % vorhanden ist, wofür man eine anderweitige Quelle zu suchen hätte. Diese Bestimmungen sind später von Ludwig, Fick, M. Traube, Bischoff und Voit auf verbesserter Grundlage wiederholt worden, ohne indess zu einem definitiv befriedigenden Resultate geführt zu haben, nur hatte sich in diesen Rechnungen das Defizit um einige Prozente verringert. Es liegt aber auf der Hand, wie unsicher bei der grossen Schwierigkeit der anzustellenden Bestimmungen die Grundlagen sind, auf denen die Berechnungen ausgeführt werden. Nichtsdestoweniger ist doch auch aus anderweitigen Gründen wahrscheinlich, dass die Quelle der thierischen Wärme allein in den chemischen Vorgängen des Stoffwechsels zu suchen ist.

Die folgenden Zahlen, die den Bestimmungen von Favre und Silbermann entnommen sind, sollen die Grösse der Verbrennungswärme einiger Verbindungen veranschaulichen.

Es werden entwickelt bei der Verbrennung von

1	Gramm	Wasserstoff zu Wasser	34462	Kalorien.
1	„	Kohlenstoff zu Kohlensäure	8080	„
1	„	Stearinsäure	9700	„
1	„	Alkohol	8958	„
1	„	Eiweiss	4263	„
1	„	Fett	9069	„
1	„	Zucker	3277	„
1	„	Stärke	5000	„

Für die Verbrennung von Zucker und Stärke werden von verschiedenen Autoren abweichende Zahlen angegeben.

5. Die Wärmebilanz.

Die Aufstellung einer Wärmebilanz, einer Entgegenstellung von Wärme-Einnahme und -Ausgabe, entspricht dem oben vorgeschriebenen, zweiten Wege zur Beweisführung für den Ursprung der thierischen Wärme. Die Grundlagen, auf denen diese Rechnung ausgeführt ist, sind ebenfalls nicht ganz genau und beanspruchen die Resultate nur eine allgemeinste Anschauung über das Verhalten der Wärme im thierischen Haushalt zu geben. Die Berechnung ist von Barral und Helmholtz ausgeführt worden. Nach Helmholtz beträgt die Wärmemenge, welche ein Mensch von 82 Kilogrm. in 24 Stunden produzirt, 2,700,000 Wärmeeinheiten. Dieselben vertheilen sich auf die Wärmeausgabe in folgender Weise:

Zur Erwärmung von Speisen und Getränken (bei mittlerer Menge und 12° C.) . . .	70,157 W. E. =	2·6%
Zur Erwärmung der Respirationsluft (16,000 Grm. in 24 Stunden bei 0°)	140,064 „ „ =	5·2 „
Die tägliche Verdunstung von 656 Grm. Wasser bindet	397,536 „ „ =	14·7 „
	607,757 W. E. =	22·5%
Durch die äussere Körperoberfläche bleiben zur Verausgabung	2,092,243 W. E. =	77·5%

Demnach findet der grösste Wärmeverlust, volle drei Viertel des Gesammtverlustes, durch die Haut statt, der nächstgrösste kommt auf den Verlust bei der Wasserverdampfung in den Lungen und der Haut, am wenigsten erfordert die Erwärmung der eingeführten Speisen und Getränke. — Barral, der einen ganz anderen Weg eingeschlagen hat, erhielt durch Rechnung sehr ähnliche Resultate:

Wärme-einnahme 2706076 W. E.	Wärmeausgaben durch				
	Verdunstung	Erwärmung d. Athemluft	Erwärmung d. Nahrung	Exkremente	Strahlung, Leitung u. Arbeit
100 %	25·85 %	3·72 %	1·94 %	1·22 %	67·22 %

Somit ist die Beweisführung geschlossen.

6. Die Wärmeregulirung.

Die Temperatur der homöothermen Thiere ist eine sehr konstante und schwankt nur innerhalb sehr kleiner Grenzen. Es müssen demnach, da sowohl die Wärmeproduktion selbst, als besonders die Temperatur der Umgebung grossen Schwankungen unterliegen kann, und nach dem Newton'schen Gesetz bei gleicher Oberfläche die Wärmeabgabe direkt

proportional dieser Differenz ist, regulatorische Einrichtungen vorhanden sein, die jene Einflüsse zu modifiziren vermögen.

Diese Regulirung der Wärmeabgabe ist aber keine absolute, sondern sie versagt, wenn die Körpertemperatur eine gewisse Höhe übersteigt oder unter eine bestimmte Grenze sinkt, und es erfolgt der Tod. Der Tod durch Temperatursteigerung tritt ein, wenn man ein Thier in eine Temperatur von 40° bringt und es darin längere Zeit verweilen lässt; es wird keine Wärme mehr abgegeben, die Eigentemperatur steigt, und der Tod erfolgt bei 43—45° mit Erhöhung der Athem- und Pulsfrequenz, Speichelfluss und heftigen Krämpfen (Ackermann). Die Ursache des Todes ist wahrscheinlich in einer Lähmung des Centralnervensytems und des Herzens zu suchen. Durch Abkühlung erfolgt nach Horvath der Tod bei Kaninchen, wenn dieselben durch Eintauchen in Eiswasser eine Eigentemperatur von 23° C. erreicht haben: Blutdruck, Athem- und Pulsfrequenz nehmen ab, der Tod erfolgt ohne Krämpfe. Wird künstliche Respiration eingeleitet, so steigt die Temperatur wieder, während ein auf nur 26° abgekühltes Thier in bessere Temperaturverhältnisse gebracht noch selbstständig eine höhere Eigentemperatur erreichen kann.

Die Wärme des Körpers zu irgend einer Zeit ist offenbar die Funktion zweier Faktoren, nämlich der Wärmeproduktion und der Wärmeabgabe; man übersieht leicht, dass bei schwankender Aussentemperatur allein eine Veränderung in der Wärmeabgabe, aber ebenso auch eine veränderte Produktion ausreichen könnten, um jene wunderbare Konstanz der Eigentemperatur zu erhalten. In der That sind es beide Faktoren zu gleicher Zeit, durch welche die Eigentemperatur regulirt wird. Was den einen Faktor, die veränderte Produktion anbetrifft, so ist dieselbe aus einer entsprechenden Veränderung des Stoffwechsels zu erschliessen. Es hat zunächst Pflüger an Thieren nachgewiesen, dass bei Abnahme der Aussentemperatur die O-Aufnahme sowohl wie die CO_2-Abgabe wesentlich zunehmen und dass sie sich verringern, wenn die umgebende Temperatur zunimmt; auch am Menschen konnte diese Erfahrung bestätigt werden (Voit), was um so wichtiger ist, als das Individuum während der ganzen Dauer des Versuches vollkommene Muskelruhe zu bewahren hatte, sodass die erwähnte Aenderung des Stoffwechsels nicht auf veränderte Muskelthätigkeit, sondern eben nur auf den Einfluss der Temperatur zu beziehen ist. Was die Art und Weise betrifft, durch welche die veränderte Aussentemperatur jenen Effekt hervorruft, so handelt es sich wahrscheinlich um eine Reizung der Hautnerven, welche auf reflektorischem Wege den Stoffwechsel, namentlich der Muskeln, zu beeinflussen im Stande sein sollen (chemischer Reflextonus — Röhrig u. Zuntz). Zur Illustration des eben Gesagten diene die folgende Tabelle, in welcher das Resultat von je 10 an Meerschweinchen ausgeführten Versuchen mitgetheilt wird: die Thiere wurden abwechselnd in hohe und niedere Umgebungstemperatur gebracht, während ihre Eigentemperatur konstant blieb:

Mittel	O-Aufnahme pro 1 Kilo Thier und 1 Stunde		CO_2-Abgabe pro 1 Kilo Thier und 1 Stunde	
	hohe Temp.	niedere Temp.	hohe Temp.	niedere Temp.
aus Versuch 1—10	1104·14	1430·69	941·10	1166·05
aus Versuch 11—20	1154·73	1657·4	992·97	1447·43

Der andere Faktor für die Wärmeregulirung beruht auf der veränderten Wärmeabgabe von der Haut aus, welche durch die Weite der Blutgefässe und die Grösse der Wasserverdunstung (Schweiss) bestimmt wird. Tritt nämlich in der Umgebung der Haut höhere Temperatur auf, so sieht man, wie sich die Haut röthet, indem die Arterien sich erweitern, die Kapillaren sich stärker gefüllt haben und aus dem Innern mehr Blut der Haut zuströmt, um sich daselbst abzukühlen. Gleichzeitig entsteht durch Schweissbildung eine starke Wasserverdunstung, wodurch bedeutende Wärmemengen gebunden werden. Umgekehrt wenn Kälte in der Umgebung der Haut eintritt, womit eine Vermehrung des Wärmeverlustes bedingt sein müsste, wird die Haut blass, die Arterien ziehen sich zusammen, hindern so den Zufluss des warmen Innenblutes zur Haut und damit die zu grosse Abkühlung, während jede Wasserverdunstung aufhört. Die numerischen Belege sind nach Adamkiewicz folgende:

Temperatur der Umgebung	Cirkulation	Anzahl der von der Haut in 1 Min. abgegebenen Kalorien
15—18 ° C.	frei	80·8
	Unterbrochen (durch Esmarch's Blutleere)	61·2
	Kapillardilatation nach Bad von 40° durch 5 M.	99·1
	frei	86·5
	Unterbrochen	67·1
	Kapillardilatation nach Bad von 45° u. 5 M.	115·6

Indess lässt sich theoretisch ableiten und aus der Beobachtung schliessen, dass das Regulirungsvermögen der Haut eine Grenze nach oben und unten haben muss, die, wenn sie überschritten wird, die

fernere Regulirung unmöglich macht; diese Grenze ist erreicht, wenn die Temperatur der Umgebung sich von der Haut um 11·6° C. entfernt hat (ADAMKIEWICZ).

Die Temperaturdifferenz, innerhalb welcher eine ausreichende Regulirung stattfindet, bezieht sich auf die nackte, unbedeckte Haut. Die Thiere der nördlicheren Klimaten, namentlich der arktischen Regionen, wo längere Zeit hindurch die Temperatur der Umgebung weit unter 0° steht, haben sich diesen Temperaturen insofern anzupassen vermocht, als sie eine Hautbedeckung acquirirt haben (Haarpelze und grosse Fettlager in der Haut, wie z. B. der Walfisch), welche als schlechte Wärmeleiter die Haut vor grösseren Wärmeverlusten schützen und eine Regulirung innerhalb weit grösserer Grenzen gestatten.

Jene Acquisition ahmt der Mensch nach, wenn er im Winter bei kalter Umgebungstemperatur seine Haut mit Wollstoffen u. dgl. schlechten Wärmeleitern umgiebt, während er für die hohe Umgebungstemperatur des Sommers seine Kleidung aus Leinenstoffen, die bessere Wärmeleiter sind, anfertigen lässt. Dadurch wird die Haut in ihrer Funktion als Wärmeregulator unterstützt und für die Regulirung selbst eine grössere Breite erzielt.

Nerveneinfluss. Gelegentliche Beobachtungen an Menschen mit verwundetem Rückenmark, die eine Steigerung der Eigenwärme aufwiesen, veranlassten CL. BERNARD, SCHIFF u. A., bei Thieren die Durchscheidung des Rückenmarks auszuführen, um zu prüfen, ob etwa vom Centralnervensystem her ein regulatorischer Einfluss auf die Temperaturverhältnisse des Körpers vorhanden sei: jedesmal sahen sie nach dieser Durchschneidung die Temperatur sinken. Das Resultat liess sich, nachdem erst der Einfluss der Gefässnerven auf die Blutvertheilung besonders in der Haut bekannt war, auf die gleichzeitige Lähmung der im Rückenmark herabsteigenden Gefässnerven beziehen, deren Ausfall eine Erweiterung der Gefässe und eine vermehrte Wärmeabgabe an der Körperoberfläche zur Folge hat. Aehnliche Versuche anderer Autoren haben bisher ebensowenig dazu geführt, sog. kalorische Nerven oder Centren annehmen zu müssen, vielmehr sind es auch hier grossentheils Aenderungen der Cirkulation, welche zur Erklärung ausreichen.

Zweites Kapitel.

Die Leistung mechanischer Arbeit.

(Die Lehre von den Bewegungen.)

Wiewohl alle Erscheinungen in der Natur in letzter Instanz auf Bewegungen zurückzuführen sind (s. S. 2), so kommt doch vorzugsweise dem Thierkörper eine Art von Bewegung zu, durch welche der Schwere entgegen Lasten gehoben werden können, resp. mechanische Arbeit geleistet wird. Diese Bewegungen werden von bestimmten, den Thieren eigenthümlichen Organen ausgeführt, welche man Muskeln nennt, und die gemeinhin als „Fleisch" bezeichnet werden.

§ 1. Allgemeine Bewegungslehre.

(Allgemeine Muskelphysiologie.[1])

Man unterscheidet zwei Arten von Muskeln: die quergestreiften oder willkürlichen und die glatten oder unwillkürlichen Muskeln. Die ersteren sind gewöhnlich lange, cylindrische oder walzenförmige Stränge, bilden die gesammte Muskulatur des Rumpfes, sowie seiner Anhänge und unterliegen in ihrer Thätigkeit dem Einflusse des Willens. Die letzteren sind in der Regel muskulöse Platten, bilden als solche die Wand von röhrenförmigen Organen (Darm, Blutgefässe u. a.) und sind dem Einflusse des Willens entzogen. An sämmtlichen Muskeln beobachtet man zwei Zustände: den Zustand der Ruhe und den der Thätigkeit.

I. Die quergestreiften Muskeln.

Die quergestreiften Muskeln lassen sich durch Präparation in feinere Bündel zerlegen, die dem unbewaffneten Auge als haarfeine Fäden er-

[1] Ed. Weber. Artikel „Muskelbewegung" in R. Wagner's Handwörterbuch d. Physiologie. Bd. 3. II. L. Hermann. Artikel „Allgemeine Muskelphysik" in dessen Handbuch d. Physiologie. Leipzig 1879.

scheinen, welche Muskelprimitivbündel oder Muskelfasern genannt werden und welche das eigentliche Formelement des Muskels darstellen. Unter dem Mikroskop unterscheidet man an der Muskelfaser den Inhalt und die Hülle; letztere, Sarkolemm genannt, ist eine strukturlose, elastische Membran, die den Inhalt überall umgiebt. An dem Inhalt, der eigentlich kontraktilen Substanz, unterscheidet man zunächst eine deutliche Querstreifung (der die Muskeln ihren Namen verdanken), die von abwechseld dunklen und hellen Querstreifen herrührt. Die Substanz, welche den dunklen Streifen entspricht (Hauptsubstanz, anisotrope Substanz) ist doppeltbrechend, die andere (Zwischensubstanz, isotrope Substanz) ist einfachbrechend (Brücke). Nach Brücke enthält nun die anisotrope Substanz, obgleich die Muskelsubstanz an und für sich gleichartig und in fest-weichem Zustande zu denken ist, kleine, regelmässig angeordnete Körperchen, welche die Träger jener Doppelbrechung sind, und die er deshalb „Disdiaklasten“ genannt hat. Für den festweichen Zustand der Muskelsubstanz spricht neben andern physikalischen Gründen eine Beobachtung von W. Kühne, der einen Muskelparasiten (Myoryctes Weismanni) im Inneren einer Muskelfaser ohne besonderen Widerstand vorwärts schreiten sah, während sich hinter ihm die Lücken wieder schlossen. Bei Zusatz eines Tropfens von Essigsäure sieht man unter dem Mikroskop in der Muskelfaser eine grosse Anzahl von rundlichen Kernen, die theils dem Sarkolemm aufliegen, theils aber auch im Inneren der kontraktilen Substanz liegen und Muskelkörperchen genannt werden. Man betrachtet sie als Reste der embryonalen Zellen, aus denen sich die Muskelfaser entwickelt hat.

Durch Mazeration in sehr verdünnter Salzsäure zerfällt die Muskelfaser entsprechend der Querstreifung in Querscheiben: Bowmann's Discs. Neben der Querstreifung sieht man aber auch an jeder Faser Längsstreifen, denen entsprechend die Muskelfaser durch Mazeration in sehr dünnem Alkohol in feinste Muskelfibrillen zerfällt. Diese Längsstreifen lassen sich auch an jedem einzelnen Discs beobachten, sodass, wenn man sich die Spaltung der Länge und der Quere nach vorstellt, die Muskelfaser in prismatische Stückchen zerlegt erscheint, welche „Sarcous elements“ (Bowmann) oder „Fleischprismen“ (Kühne) genannt werden.

Die einzelnen Muskelfasern sind durch Bindegewebe zu kleinen Packeten mit einander verbunden: eine Anzahl dieser Packete bilden die durch das bindegewebige Perimysium internum zusammengehaltenen, sekundären Bündel, die den Gesammtmuskel zusammensetzen, welcher von dem Perimysium externum umgeben ist.

Ausser dem Bindegewebe enthält der Muskel noch Gefässe und Nerven, besonders deren Enden (s. unten); die Gefässe des Muskels sind sehr zahlreich und von sehr konstanter Form: die Kapillaren bilden enge Maschen von rechteckiger Gestalt.

Chemie der Muskelsubstanz.[1]

Die chemische Zusammensetzung des Muskels im wirklich lebenden Zustande zu ermitteln, ist nicht ausführbar, weil der Muskel durch die Untersuchung selbst sehr verändert wird. Am nächsten der Zusammensetzung des lebenden Muskels kommt KÜHNE's Darstellung der Muskelbestandtheile, welcher Froschmuskeln auf — 7° abkühlte, diese fein zerschnitt, in abgekühltem Mörser fein zerstampfte und, nachdem er diese Massen in Leinen eingeschnürt hatte, bei Zimmertemperatur auspresste. Die so erhaltene Flüssigkeit wird filtrirt und stellt im Filtrat eine schwach gelblich gefärbte, etwas opalisirende Flüssigkeit dar: das Muskelplasma. Dasselbe reagirt deutlich alkalisch, gerinnt spontan über 0° sehr langsam, rasch bei Zimmertemperatur, bei 40° in unmessbar kurzer Zeit und presst aus sich das Muskelserum aus.

Das Gerinnsel, welches sich aus dem Muskelplasma ausscheidet, ist ein gerinnbarer Eiweisskörper, welcher den Hauptbestandtheil der Eiweisskörper des Muskels ausmacht: das Myosin. Dasselbe gerinnt, im Gegensatz zu dem Fibrin, gallertig, ist unlöslich in Wasser, löslich in Kochsalzlösung von 5—10%, und ebenso in sehr verdünnten Alkalien und Säuren, wobei es sich mit letzterem in Syntonin verwandelt.

Die Lösung des Myosins gerinnt nicht spontan, scheidet aber, wie das Muskelplasma, das Myosin in viel Wasser und verdünnten Säuren wieder aus.

Das Muskelserum, das sauer reagirt, enthält die übrigen Bestandtheile der Muskelsubstanz: 1) Serumalbumin, das bei 75° C. und einen Eiweisskörper, der bei 45° gerinnt (Muskulin), sowie Alkalialbuminat; 2) Kreatin, Xanthin, Hypoxanthin und die N-haltige Inosinsäure; 3) einen rothen mit dem Hämoglobin identischen Farbstoff; 4) Traubenzucker, Muskelzucker (Inosit) und Glykogen; 5) Fleischmilchsäure; 6) Mineralsalze, namentlich Kaliverbindungen; 7) Wasser zu 75%; 8) Gase und zwar nur Kohlensäure, niemals Sauerstoff (L. HERMANN).

Obgleich im Muskel kein Sauerstoff nachweisbar ist, so entzieht er dem ihn durchströmenden Blute sehr grosse Mengen davon, denn arterielles durch die ausgeschnittenen Oberschenkelmuskel des Hundes geleitetes Blut hatte auf seinem Wege einen grossen Theil seines Sauerstoffes abgegeben (LUDWIG u. AL. SCHMIDT).

Nach LEHMANN enthalten 100 Th. Fleisch des Rindes: Wasser 74 bis 80%, feste Bestandtheile 25·0—20·0; in Wasser unlösliche geronnene Eiweisskörper (Myosin), Sarkolemm, Gefässe etc. 15·4—17·7, Glutin 0·6—1·9, Kalialbuminat, bei 45° gerinnenden Eiweisskörper und

[1] Vergl. O. NASSE. Chemie und Stoffwechsel der Muskeln. HERMANN's Handbuch d. Physiologie Bd. II., Theil 1. 1879.

Serumeiweiss 2·2—3·0, Kreatin 0·07—0·14, Fett 1·5—2·30, Milchsäure 1·5—2·30, Phosphorsäure 0·66—0·70, Kali 0·50—054, Natron 0·07—0·09, Chlornatrium 0·04—0·09, Kalk 0·02—0·03, Magnesia 0·04—0·05.

Der Muskel im Ruhezustande.

Die Elastizität des Muskels. Der Muskel besitzt, wie jede organische Substanz, eine Elastizität, die zwar gering, aber sehr vollkommen ist, d. h. er kehrt, wenn er durch ein Gewicht ausgedehnt worden ist, nach Entfernung desselben zu seiner früheren Länge wieder zurück. Während aber bei den anorganischen Körpern (Stahl u. s. w.) die Dehnungslängen proportional den angehängten Gewichten sind (Wertheim), wachsen bei dem Muskel (wie bei allen organischen Geweben) die Dehnungslängen langsamer, als die dehnenden Gewichte (Wertheim, Ed. Weber) und um so langsamer, je mehr der Muskel bereits gedehnt ist.

Die Vollkommenheit der Elastizität des Muskels bezieht sich aber nur auf Gewichte innerhalb einer bestimmten Grenze, denn hat das dehnende Gewicht jene Grenze überschritten, so wird die Elastizität unvollkommen, und der Muskel erreicht nach Entfernung des Gewichtes seine ursprüngliche Länge nicht wieder, sondern zeigt eine bleibende Reckung, die „elastische Nachwirkung“, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man den ganzen Vorgang durch den Muskel selbst auf einen langsam rotirenden, berussteu Cylinder aufschreiben lässt.

Der Elastizitätskoëffizient ist die Zahl, welche angiebt, um wieviel irgend ein Körper von 1 Meter Länge und 1 Quadratcentim. Querschnitt bei einer Belastung von 1 Kilogramm ausgedehnt wird.

Die elektrischen Eigenschaften des Muskels im Ruhestande siehe unten.

Der Muskel im thätigen Zustande.

Aus dem ruhenden Zustand wird der Muskel in den thätigen Zustand durch Reize versetzt. Reize nennt man im Allgemeinen alle diejenigen Einwirkungen auf den Muskel, welche ihn in den thätigen Zustand überführen, und die Fähigkeit des Muskels auf Reize zu reagiren, nennt man seine Erregbarkeit. Der physiologische Reiz, der innerhalb des Körpers die Muskeln zur Thätigkeit veranlasst, ist der Willensreiz, welcher, vom Gehirn die Nerven herabkommend, dem Muskel die Anregung zur Bewegung mittheilt. Am ausgeschnittenen Muskel bedient man sich zur Reizung des mechanischen, thermischen, chemischen und elektrischen Reizes.

Der Uebergang des Muskels aus dem ruhenden in den thätigen Zustand, unter dem Einflusse eines einmaligen Reizes bekundet sich jedesmal durch eine deutliche Verkürzung, welche man die Zuckung des Muskels nennt.

Während der Kontraktion der quergestreiften Muskelfaser wird die isotrope Schicht im Ganzen stärker, die anisotrope schwächer lichtbrechend, während die Höhe beider Schichten abnimmt, und zwar die der isotropen viel schneller als die der anisotropen. Da die anisotropen Schichten auf Kosten der isotropen an Volum zunehmen, so ist wahrscheinlich, dass bei der Kontraktion Flüssigkeit aus der isotropen in die anisotrope Schicht übertritt (W. ENGELMANN).

Die Reizung des Muskels.

1) Die mechanische Reizung. Jedes Drücken, Zerren, Stechen u. s. w. eines lebenden Muskels ruft eine einmalige Zusammenziehung desselben hervor; sobald der Reiz zu wirken aufgehört hat, dehnt sich der Muskel wieder aus.

2) Thermische Reizung. Wenn man den Muskel in gewisse höhere oder niedere Temperaturen versetzt, so wird er ebenfalls erregt und zur Zuckung veranlasst. Nach ECKHARD wirkt in dieser Weise auf den Muskel die Erniedrigung der Temperatur zu — 4 bis 8 ° C. und die Erhöhung auf über 40 ° C.

3) Chemische Reizung. Eine Reihe von chemischen Agentien, wenn sie in gelöstem Zustande an den Muskelquerschnitt gebracht werden, sind ebenfalls Reize für die Muskelsubstanz. Nach KÜHNE gehören dahin: a) die Mineralsäuren, die organischen Säuren und schweren Metallsalze in verdünntem Zustande, wie z. B. die Salzsäure in einer Konzentration von 0·1 %; b) von den Alkalien wirkt Ammoniak und Kalkwasser nur auf den Muskel; c) die Lösungen neutraler Alkalisalze in bestimmter Konzentration; d) Glycerin nur in verdünntem Zustande; e) Galle in verschiedenen Konzentrationsgraden.

4) Elektrische Reizung. Der elektrische Strom in verschiedenster Form vermag den Muskel sehr kräftig und sicher zu erregen.

Für die elektrische Reizung gilt als Hauptgesetz, dass nur Stromesschwankungen, d. h. Aenderungen der Stromdichte (= Stromstärke dividirt durch den Querschnitt), mögen sie in einer Zunahme, positive Stromesschwankung, oder mögen sie in einer Abnahme, negative Stromesschwankung, bestehen, erregend wirken, aber nicht der Strom in konstanter Dichte (E. DU BOIS-REYMOND).

Folgen eine Anzahl von Reizungen aufeinander, so zieht sich der Muskel immer wieder von Neuem zusammen, bis er, wenn die einzelnen Erregungen zu schnell aufeinander folgen, in den kurzen Ruhepausen keine Zeit mehr hat, um sich wieder auszudehnen und in permanenter Zusammenziehung verharrt, ein Zustand, den man als „Tetanus" oder als tetanische Zusammenziehung des Muskels bezeichnet. Wenn man den tetanisch kontrahirten Muskel betrachtet, so sieht man an demselben keine Bewegung, sondern glaubt ihn in einer neuen Form zur

Ruhe gekommen. In der That aber ist das nicht der Fall, denn HELMHOLTZ hat nachgewiesen, dass der Muskel im Tetanus einen Ton von 1[illegible]—3[illegible] Schwingungen in der Sekunde wahrnehmen lässt, welcher, da Töne im Allgemeinen nur durch Schwingungen elastischer Körper hervorgerufen werden, den dem Auge unsichtbaren Schwingungen der Muskelfasern seinen Ursprung verdanken muss. Einen weiteren Beweis dafür bietet der „sekundäre Tetanus“ (s. unten).

Zwei Arten von elektrischen Strömen kommen bei der Reizung zur Anwendung: a) die Induktionsströme, und b) die konstanten Ströme oder Kettenströme.

a) Reizung durch Induktionsströme. Wenn man durch einen Muskel einen einzelnen Induktionsschlag sendet, so erfolgt, wenn derselbe hinreichend stark ist, eine einmalige Zuckung, deren Grösse abhängig ist von der Dichtigkeit des Stromes und der Erregbarkeit des Muskels. Reizt man den Muskel mit immer stärkeren Strömen, so wächst die Stärke der Zuckung mit der Intensität des Stromes bis zu einem Maximum, Zuckungsmaximum, über welche hinaus auch beim Wachsen der Stromstärke eine Zunahme nicht mehr stattfindet.

Dieser Erfolg des Reizes tritt in gleicher Weise im Allgemeinen (die Ausnahme davon unten) beim Schliessungs- und Oeffnungsinduktionsschlag auf und ist unabhängig von der Richtung des Stromes im Muskel, ob derselbe nämlich seiner Länge oder seiner Quere nach durchströmt wird (C. SACHS).

Folgen die Reize so schnell aufeinander, dass der Muskel in den kurzen Ruhepausen keine Zeit gewinnt, sich wieder auszudehnen, so verschmelzen die einzelnen Zuckungen durch Summirung zum „Tetanus“ des Muskels.

b) Reizung durch den konstanten Strom. Wenn man durch einen Muskel einen konstanten Strom von mittlerer Stärke und Dauer sendet, so tritt eine Zuckung nur bei Schliessung und Oeffnung des Stromes ein; während des Geschlossenseins des Stromes verharrt der Muskel in Ruhe. Dieses Verhalten entspricht dem schon oben vorgetragenen allgemeinen Gesetze über elektrische Reizung. Nach v. BEZOLD findet die Erregung durch den konstanten Strom nicht in der ganzen Ausdehnung der von dem Strome durchflossenen Muskelstrecke, der intrapolaren Strecke, statt, sondern bei der Schliessung an der Kathode, d. i. an der Stelle des Muskels, welcher der negative Pol der Kette anliegt, bei der Oeffnung an der Anode, d. i. an der Stelle des Muskels, welcher der positive Kettenpol anliegt, wie sich durch einen einfachen Versuch zeigen lässt. Hängt man nämlich einen dünnen parallelfaserigen Muskel (M. sartorius) an seinem oberen Ende auf, sodass er frei schwebt, und legt an seine Breitseiten je eine Elektrode ganz lose auf, so schlägt der Muskel bei der Schliessung wie ein Pendel nach der Seite aus, wo die Kathode sich befindet, bei der Oeffnung nach der entgegengesetzten, der Anodenseite (ENGELMANN). Eine erneute Bestätigung fand jenes Gesetz durch BIEDERMANN und HERING.

Nimmt man die Schliessungsdauer des konstanten Stromes kurz und lässt schnell auf einander Schliessung und Oeffnung des Stromes folgen, so erhält man fortwährende Schliessungs- und Oeffnungszuckungen, die sich bei genügender Schnelligkeit der Unterbrechung zu tetanischer Kontraktion summiren.

Der konstante Strom scheint auf den Muskel energischer zu wirken, wie der induzirte (BEYERLACHER), indess hat BRÜCKE gezeigt, dass der Unterschied nur bedingt ist durch die kurze Dauer der Induktionsströme; denn werden die konstanten Ströme sehr schnell unterbrochen und wieder geschlossen, oder die Dauer der Induktionsströme verlängert, so ist die Wirkung beider Arten von Reizen auf den

entnervten Muskel eine gleiche. Jedenfalls folgt daraus eine gewisse Trägheit der Muskelsubstanz.

Einige weitere Beziehungen zur elektrischen Reizung des Muskels werden besser bei der elektrischen Reizung der Nerven gegeben (s. unten).

Muskelirritabilität.

Die Reize, welche man auf den Muskel einwirken lässt, treffen zugleich auch die in ihm befindlichen Nerven, und es ist die Frage aufgeworfen worden, ob denn der Muskel überhaupt reizbar resp. eine „Muskelirritabilität" vorhanden wäre, und jene Zuckung nicht vielmehr auf die Reizung der intramuskulären Nerven zu beziehen sei. HALLER, der zuerst diese Frage diskutirt hatte, wollte sie aus nicht zureichenden Gründen bewiesen haben. Sie wurde später wieder geleugnet und ihr Vorhandensein wird auch heut noch zum Theil bezweifelt. Man schliesst auf die „Muskelirritabilität" aus folgenden Gründen: a) es giebt chemische Reize, welche, wie z. B. Ammoniak, nur auf den Muskel, gar nicht auf den Nerven wirken (KÜHNE); b) das obere und untere Ende des M. sartorius, obgleich nervenfrei, reagiren auf alle Reize (KÜHNE); c) Muskeln, deren intramuskuläre Nerven durch das amerikanische Pfeilgift „Curare" gelähmt sind, beantworten trotzdem die Erregung mit einer Zuckung.

Das amerikanische Pfeilgift Curare.

Mit Curare vergiften die Indianer am Orinoco und Amazonenstrom ihre Kriegs- und Jagdwaffen; das von der vergifteten Waffe getroffene Thier stürzt lautlos ohne jede Bewegung zusammen, sein Fleisch ist ohne Schaden geniessbar. Schon lange nach Europa importirt, wurde das Curare doch erst in den fünfziger Jahren von BERNARD und KÖLLIKER genauer studirt, und bezeichnet seine Einführung in die physiologische Technik eine neue Epoche derselben. BERNARD sowohl wie KÖLLIKER stellten fest, dass seine hervorragendste und wichtigste Wirkung die ist, dass es im Anfang der Vergiftung nur die motorischen Nerven und zwar zunächst nur deren intramuskuläre Enden lähmt, während alle übrigen Funktionen, besonders die Cirkulation, die Thätigkeit der nervösen Centralorgane und die sensiblen Nerven ungetrübt sind. Der Tod erfolgt bei Warmblütern demnach nur durch die mit der Lähmung der Athemmuskeln eintretende Erstickung, die von Krämpfen nicht begleitet sein kann, weil die Lähmung auch der übrigen motorischen Nerven den Ausbruch derselben verhindern muss. Einleitung der künstlichen Respiration unterhält das Leben des Thieres vollständig, während alle seine willkürlichen Bewegungen aufgehört haben. (Dieser durch das Curare herbeigeführte Zustand ist besonders derjenige, welchen die experimentelle Physiologie mit grossem Erfolge hat benutzen können, namentlich zu den Studien über die Cirkulation; aber auch in vielen anderen Versuchen wird es mit grossem Erfolge in ausgedehntestem Maasse verwendet.) Kaltblüter, besonders Frösche, können ohne künstliche Athmung fortleben, indem sie theils den Sauerstoff eine Zeit lang vollkommen entbehren können, theils durch die Haut reichlich Sauerstoff aufnehmen. Ist die Dose des Giftes nicht zu gross gewesen, so haben sie sich nach einigen Tagen vollkommen wieder erholt (KÜHNE, BIDDER).

Die gewöhnlichen Applikationsstellen des Giftes sind das Blut und das subkutane Gewebe. Vom Magen aus wirkt es nach CL. BERNARD und KÖLLIKER bei den gewöhnlich gebrauchten Dosen nicht (daher der Genuss des mit Curare getödteten Thieres unschädlich ist), aber die Wirkung tritt sofort ein, wenn vorher

die Nierengefässe unterbunden waren (L. HERMANN), weil sich das Gift jetzt im Blute bis zu wirksamer Dose anhäuft, während es vorher stets zu schnell ausgeschieden wurde.

Bei Fischen tritt die Lähmung der motorischen Nerven viel später ein; auch bedarf man zu deren Lähmung grösserer Dosen. Der peripheren Lähmung geht eine solche des Centrums der willkürlichen Bewegung voraus. Bei dem elektrischen Fische Torpedo bewirkt das Curare auch eine Lähmung des elektrischen Nerven (MAREY), die aber später als die der motorischen Nerven eintritt. Der späte Eintritt der Lähmung bei den Fischen ist aus ihrer geringen Blutmenge zu erklären, und das Neunauge, dessen Blutmenge eine grössere ist, wird so rasch durch das Gift gelähmt, wie die höheren Wirbelthiere (STEINER).

Bei Wirbellosen tritt zunächst nur die Lähmung des Centrums ein, erst viel später scheint auch die Lähmung an der Peripherie zu folgen (KRUKENBERG).

Die Verkürzung des Muskels.

Wenn der Muskel zuckt, so verändert sich seine Form in der Weise, dass er **kürzer** und **dicker** wird; hat der Reiz zu wirken aufgehört, so hört die Zuckung auf, und der Muskel dehnt sich zu seiner ursprünglichen Länge wieder aus. Bei Betrachtung eines dünnen, durchsichtigen Muskels unter dem Mikroskop sieht man, dass, wie der ganze Muskel, so auch jede Muskelfaser bei der Zusammenziehung kürzer und dicker wird (ED. WEBER).

Es war ein Irrthum, der durch die ungünstigen Versuchsbedingungen entstanden war, als PRÉVOST und DUMAS behaupteten, dass die Primitivfasern des Muskels sich bei der Zusammenziehung im Zickzack biegen.

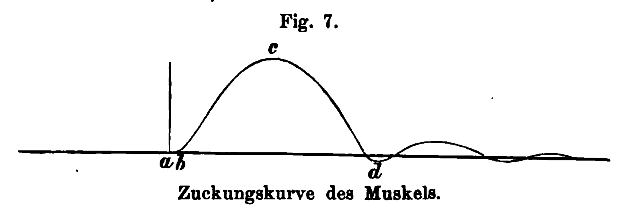
Bei der Zusammenziehung des Muskels findet eine **Verdichtung** seiner Substanz statt, die aber sehr gering ist, denn sie beträgt noch nicht $^1/_{1000}$ des vorhandenen Volumens (P. ERMANN). Man beobachtet dieselbe, indem man einen Muskel, der in einem mit Wasser gefüllten, fest verschlossenen Kästchen liegt, durch dessen obere Wand eine dünne Glasröhre hervorragt (Steigröhre), zur höchsten Zusammenziehung bringt: das Niveau des Wassers in der Steigröhre desselben ist ein wenig gesunken.

Die **Elastizität** des Muskels nimmt während seiner Zusammenziehung fortwährend **ab** und ist auf der Höhe seiner Verkürzung am geringsten. Die Bestimmung dieser Veränderung machte ED. WEBER aus der **Schwingungsdauer** eines frei aufgehängten und belasteten Muskels, welche in bestimmter Beziehung zu seiner Elastizität steht, indem er das eine Mal den Muskel im unthätigen, das andere Mal im thätigen Zustande in Schwingung versetzte.

Zeitlicher Verlauf der Muskelverkürzung. Die Zusammenziehung eines Muskels geht so schnell vor sich, dass man bei der Betrachtung dieses Vorganges den Eindruck erhält, es geschähe die Verkürzung momentan und auf allen Punkten gleichzeitig. In der That

aber ist der Vorgang ein anderer. Helmholtz[1] liess den vertikal aufgehängten, mit einem Gewicht belasteten und mit einem Schreibhebel versehenen Muskel seine eigne Zusammenziehung auf einen mit gleichmässiger Geschwindigkeit rotirenden Cylinder aufschreiben und erhielt so den ganzen Verlauf der Verkürzung in einer Kurve, der sogenannten „Zuckungskurve", in der man zunächst sehen kann, dass die Zuckung nicht im Momente der Einwirkung des Reizes anhebt, sondern eine messbare Zeit später. Die Dauer dieser Zeit, welche in der Fig. 7 durch die Strecke *a b* gegeben ist, beträgt $^1/_{100}$ Sekunde; man nennt diese Zeit das „Stadium der latenten Reizung"; die Dauer der Zusammenziehung von dem Beginn der Verkürzung bis zur vollständigen Wiederausdehnung ist gleich ca. $^1/_{10}$—$^1/_6$ Sekunde (in der Figur die Strecke *b* bis *d*).

Fig. 7.



Zuckungskurve des Muskels.

An der Kurve unterscheidet man endlich den auf- und absteigenden Theil (*b c* und *c d*). Die Form des aufsteigenden Theiles, der im Beginn ein wenig konvex, weiterhin konkav gegen die Abscisse erscheint, lehrt, dass von den beiden Kräften, die während der Verkürzung auf den Muskel in entgegengesetzter Richtung einwirken, nämlich 1) der Kraft, die ihn zu verkürzen sucht und nach oben zieht und 2) der dehnenden Kraft, die ihn nach unten zieht, im Anfange der Verkürzung die dehnende Kraft das Uebergewicht über die verkürzende Kraft (Energie) hat, welch' letztere erst allmälig mit zunehmender und dann mit abnehmender Geschwindigkeit bis zu ihrem Maximum anwächst. Umgekehrt ist das Verhältniss im absteigenden Theile der Kurve. Man nennt deshalb die Zeit, die dem Kurvenstücke *b c* entspricht, das Stadium der steigenden Energie, und die Zeit, welche dem Kurvenstücke *c d* entspricht, das Stadium der sinkenden Energie.

Bei der Ermüdung und Abkühlung des Muskels nimmt das Stadium der latenten Reizung und die Dauer der Kontraktion zu.

Den Verlauf der Zuckungskurve hat Helmholtz nach zwei Methoden ermittelt: 1) durch das Myographion, 2) durch die Methode der Ueberlastung und der Zeitmessung nach Pouillet.

1) Ein vertikal aufgehängter und mit einem kleinen Gewichte belasteter Muskel, der an seinem unteren Ende einen Schreibhebel trägt, wird zur Verkürzung gebracht, die er auf einen um seine vertikale Axe rotirenden Cylinder oder auf eine vertikal stehende in horizontaler Richtung vorbeigehende Glasplatte aufschreibt.

[1] Helmholtz. Joh. Müller's Archiv 1850 u. 1852.

Das eine ist HELMHOLTZ's Cylindermyographion, das andere DU BOIS-REYMOND's Federmyographion.

2) Die Methode der Ueberlastung und der Zeitmessung nach POUILLET s. unten.

Wenn man den Muskel an einer beschränkten Stelle reizt, so pflanzt sich die Kontraktion über seine ganze Länge hin fort und zwar mit einer Geschwindigkeit von ca. 3—4 Meter in der Sekunde für den Froschmuskel (J. BERNSTEIN); für den Säugethiermuskel beträgt sie ca. 4—5 Meter. Niedere Temperaturen setzen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit herab. Unter dem Mikroskop sieht man die Zusammenziehung in Gestalt einer Welle ablaufen, welche die „Kontraktionswelle“ genannt wird.

Ist der Muskel sehr ermüdet oder ist seine Erregbarkeit aus anderweitigen Gründen bedeutend herabgesetzt, so ist die Fortpflanzung der Kontraktion sehr verlangsamt und ihr Ablauf mit blossem Auge zu verfolgen, oder sie bleibt auf den Ort der Reizung beschränkt und bildet eine wulstige Hervorragung (SCHIFF's „idiomuskuläre Kontraktion“). Dieselbe idiomuskuläre Kontraktion entsteht neben der allgemeinen, aber schwächeren Zusammenziehung auch bei vollkommen erregbaren Muskeln in Folge von kräftiger, lokaler mechanischer Erregung; wenn man z. B. mit der Kante eines Lineals kräftig den M. biceps des Oberarms trifft.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Zusammenziehung des Muskels misst man durch Bestimmung seiner Dickenkurve. Der horizontal ausgestreckte Muskel wird mit zwei Paar Elektroden versehen, um an zwei von einander entfernten Stellen gereizt werden zu können. Setzt man auf die Stelle, wo sich das eine Elektrodenpaar befindet, einen Schreibhebel, der die Zusammenziehung des Muskels aufschreibt, und reizt das eine Mal die Stelle unter dem Hebel, das andere Mal die dem letzteren entfernte Stelle des Muskels, so erhält man zwei Kurven, von denen die zweite sich später von der Abscisse abhebt, als die erste. Die Grösse der Verschiebung der beiden Kurven gegen einander ist gleich der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktion von der einen zur anderen Reizstelle (AEBY, J. BERNSTEIN).

In Rücksicht auf die Wirkung, die ein Muskel durch seine Thätigkeit hervorbringt, sind zu unterscheiden:

1) die Grösse der Verkürzung;
2) die Kraft, die er bei der Verkürzung ausübt;
3) der durch seine Wirkung erzielte mechanische Effekt.

1) Die Grösse der Muskelverkürzung.

Wenn der Muskel das Maximum der Verkürzung erreichen soll, so muss der angewendete Reiz hinreichend stark, ein Maximalreiz, und der zu überwindende Widerstand nicht zu erheblich sein. Wird nun ein parallelfaseriger, leicht belasteter Muskel mit Maximalreizen erregt, so ist von ED. WEBER gezeigt worden, dass im Allgemeinen die Grösse

der Verkürzung allein von der Länge des Muskels abhängt, der sie proportional ist. Daher muss die absolute Grösse der Verkürzung bei den verschieden langen Muskeln sehr verschieden sein, während ihre relative Grösse eine konstante ist und $^5/_6$ ihrer Länge beträgt. Im Körper selbst können die Muskeln wegen ihrer Fixation an Knochen niemals diese maximale Verkürzungsgrösse erreichen, sondern sie beträgt hier immer nur in Maximo die Hälfte ihrer Länge.

2) Die Kraft der Muskelverkürzung.

Die Verkürzung des Muskels geschieht mit einer bestimmten Kraft, d. h. der Muskel vermag, in Thätigkeit versetzt, Gewichte bis zu einer gewissen Höhe zu erheben. Die Kraft ist am grössten im Beginn der Verkürzung, nimmt mit derselben ab und wird auf der Höhe der Verkürzung gleich Null (Verkürzungskraft und Schwerkraft des Gewichtes befinden sich im Gleichgewicht), sodass er schon durch das kleinste Gewicht wieder ausgedehnt wird. Die Grösse dieser Kraft wird durch das Gewicht gemessen, welches er bei maximaler Reizung eben nicht mehr zu heben vermag, durch das er aber auch nicht ausgedehnt wird. Dieselbe ist nach Ed. Weber nur abhängig von seinem Querschnitte, sodass die Kraft eines Muskels um so grösser ausfällt, je grösser sein Querschnitt ist. Um ein vergleichbares Maass für die Muskelkraft zu haben, wird sie durch Division mit dem Querschnitte auf eine Querschnittseinheit zurückgeführt und die Kraft berechnet, die ein Muskel von einem Quadratcentimeter Querschnitt besitzen würde. Diesen berechneten Werth nennt man die absolute Kraft des Muskels. Für Froschmuskeln beträgt dieselbe 2·8—3·0 Kilogr. (Rosenthal), für den menschlichen Muskel 6—8 Kilogr. (Henke).

Zur Bestimmung der Muskelkraft belastet man den Muskel mit Gewichten so, dass er durch dieselben nicht ausgedehnt wird, sondern seine natürliche Länge behält, indem man die Gewichte durch eine Unterlage unterstützt (Methode der Ueberlastung). Versetzt man nun den Muskel in Thätigkeit und vermehrt fortwährend die Ueberlastung, so findet man schliesslich ein Gewicht, das er von seiner Unterlage nicht mehr abzuheben vermag, durch das er aber auch nicht über seine natürliche Länge gedehnt werden kann.

Den Querschnitt eines Muskels bestimmt man durch Division seiner Länge mit seinem Volumen (Ed. Weber); das Volumen aber ist gleich dem Gewichte des Muskels dividirt durch das spezifische Gewicht der Muskelsubstanz; letzteres ist = 1058.

Die absolute Kraft der Muskeln des Menschen bestimmte Ed. Weber; er benutzte hierzu die Wadenmuskeln, durch deren Thätigkeit bei aufrechtem Stehen der Körper auf den Zehen erhoben wird. Belastete er nun den Körper so lange mit Gewichten, bis derselbe durch die Thätigkeit der Wadenmuskeln nicht mehr gehoben werden konnte, so waren also Kraft und Last im Gleichgewicht, und die Summe des Körpergewichtes und der aufgelegten Gewichte ist gleich der Kraft

der Wadenmuskeln. Hierbei ist nur zu berücksichtigen, dass Kraft und Last nicht an demselben Hebelarm angreifen. Die Wadenmuskeln nämlich, die am Fersenbein befestigt sind und dort zusammen mit dem Fuss einen einarmigen Hebel darstellen, dessen Drehpunkt im Zehgelenk liegt, wirken an einem längeren Hebelarme, als die Last, welche nur auf die Länge des Hebelarmes wirkt, welche vom Fuss- bis zum Zehgelenk reicht. Der Querschnitt der Muskeln wird an entsprechenden Wadenmuskeln von Leichen bestimmt.

3) Der mechanische Effekt, welcher durch die Verkürzung hervorgebracht wird.

(Die Arbeitsleistung des Muskels.)

Wenn der Muskel ein ihm angehängtes Gewicht bis zu einer gewissen Höhe hebt, so leistet er eine bestimmte Arbeit, welche nach den Regeln der Mechanik gleich ist dem gehobenen Gewichte multiplizirt mit der Höhe, bis zu welcher das Gewicht gehoben worden ist; $a = p\,h$, wenn a die Arbeit, p das Gewicht und h die Höhe bedeutet. Diese Höhe, die man die Hubhöhe des Muskels nennt, nimmt mit steigender Belastung ab und wird schliesslich gleich Null, d. h. dieses Gewicht wird gar nicht mehr gehoben. Für die Arbeitsleistung folgt daraus, dass bei der Belastung Null, wo die Hubhöhe zwar am grössten ist, gar keine Arbeit geleistet wird, weil in dem Produkt $p\,h$ das Gewicht $p = 0$ ist: ebensowenig wird aber aus demselben Grunde Arbeit geleistet, wenn das Gewicht so gross geworden ist, dass $h = 0$ wird. Es ergiebt sich nun im Allgemeinen, dass mit steigender Belastung die Arbeitsleistung bis zu einem bestimmten Maximum zunimmt, um bei noch höherer Belastung wieder abzunehmen. Um auch hier die Arbeitsleistung verschiedener Muskeln mit einander vergleichen zu können, reduzirt man dieselbe auf die Längeneinheit (1 Centimeter) und die Querschnittseinheit (1 Quadratcentimeter), durch die man sie zu dividiren hat.

Bei der gewöhnlichen Anordnung eines Versuches kehrt das zu einer bestimmten Höhe gehobene Gewicht in seine frühere Lage zurück, sodass die geleistete Arbeit wieder verloren geht (s. unten). Durch A. Fick's „Arbeitssammler“ kann aber das Gewicht auf der Höhe, zu der es von dem Muskel gehoben worden ist, festgehalten, und Arbeit aus mehreren Zuckungen gleichsam gesammelt werden.

Während des Tetanus, wo der Muskel kürzere oder längere Zeit auf dem Maximum seiner Verkürzung verharrt, wird im Sinne der Mechanik nur durch den Vorgang Arbeit geleistet, durch welchen das Gewicht zu jener Höhe erhoben wird; dagegen während der Dauer des Tetanus, wenn der Muskel das gehobene Gewicht auf der Höhe festhält, wird keine mechanische Arbeit geleistet. Nichtsdestoweniger ermüdet der tetanisch kontrahirte Muskel sehr bald, und es ist gewiss, dass im physio-

logischen Sinne doch Arbeit geleistet wird (Wärme s. unten), die man im Gegensatz zu jener äusseren Arbeit, die der Muskel bei der Hebung von Gewichten leistet, als innere Arbeit bezeichnet.

In den bisherigen Versuchen war stets die volle Erregbarkeit des Muskels vorausgesetzt, aber mit der Dauer seiner Thätigkeit ermüdet der Muskel, und es nehmen Grösse und Kraft der Verkürzung ab. Die Hubhöhen werden um so kleiner, je kürzer die Ruhepausen für die Erholung sind. Bei gleichen Reizintervallen nehmen sie um gleich viel ab, sodass die Kurve der Ermüdung in einer geraden Linie verläuft (Kronecker),

Fick's Arbeitssammler ist so eingerichtet, dass der Muskel mit einem leichten Hebel verbunden ist, der bei jeder Verkürzung des Muskels ein Rad immer nur in einer Richtung mit zu ziehen vermag, die es bei der Wiederausdehnung des Muskels nicht verlässt. Ueber die Axe des Rades läuft ein Faden, an dem das Gewicht hängt, das durch die jedesmalige Bewegung des Rades um eine gewisse Strecke gehoben wird, sodass sich die bei jeder Zuckung geleisteten Arbeitsgrössen „aufsammeln". Der Arbeitssammler leistet dasselbe, was in der Mechanik durch ein sog. Sperrrad, in das ein Sperrhaken eingreift, und das eine Bewegung immer nur in einer Richtung gestattet, erreicht wird.

Die Erregbarkeit des Muskels.

Die Erhaltung der normalen Erregbarkeit des Muskels ist an bestimmte Bedingungen geknüpft, die man als allgemeine und spezielle Bedingungen unterscheiden kann. Zu den ersteren gehört: 1) eine normale Ernährung, die ihrerseits bedingt ist durch die hinreichende Zufuhr von arteriellem und die Fortführung des venösen Blutes. Führt man durch die Bauchwände eines lebenden Kaninchens einen Faden, der über dem Rücken weg geknotet die Aorta oberhalb der Art. renalis unterbindet und damit die hinteren Extremitäten von der Blutzufuhr abschneidet, so tritt sehr bald in den Hinterextremitäten Unerregbarkeit und Lähmung auf. Wird die Ligatur entfernt und damit den Muskeln wieder Blut zugeführt, so stellt sich die Erregbarkeit wieder her (Stenson's Versuch). Führt man die Unterbindung an der Theilungsstelle der Aorta in die beiden Art. iliacae aus, so tritt die Lähmung erst nach 2 Stunden ein, weil hier nicht, wie oben, auch das Rückenmark des Blutes beraubt und unerregbar geworden ist (Schiffer). Von grossem Interesse sind zwei hierhergehörige von Brown-Séquard angestellte Versuche: schnitt er ein eben getödtetes Kaninchen in zwei Theile und setzte in die Aorta des Hintertheiles eine Kanüle ein, welche er mit dem Herzen eines lebenden Thieres in Verbindung setzte, wodurch frisches arterielles Blut in den todten Körper eingepumpt wird, so zeigte das Hintertheil bald volle Erregbarkeit. Den zweiten Versuch führte er am Menschen aus, indem er in die Art. brachialis eines decapitirten Verbrechers sein eignes Blut transfundirte: die Muskeln des Armes wurden erregbar. Nach Ludwig und Al. Schmidt kann man in gleicher Weise die Erregbarkeit heraus-

geschnittener Säugethiermuskeln durch künstliche Durchblutung wiederherstellen, wie sie es an den Oberschenkelmuskeln des Hundes (biceps und seminembraniosus) gelehrt haben: 20—24 Stunden erhält sich die Erregbarkeit, später verstopfen sich die Kapillaren und machen dem Versuch ein Ende.

Länger als Säugethiermuskeln bleiben nach Aufhebung jeder Ernährung die Muskeln der Kaltblüter, z. B. des Frosches, erregbar, bei denen sich in mittlerer Temperatur die Erregbarkeit 4 bis 6 Tage nach Entfernung aus dem Körper noch erhalten kann.

Die Erhaltung der normalen Erregbarkeit ist 2) abhängig von einem zweckmässigen Wechsel zwischen Ruhe und Thätigkeit; beide setzen, wenn sie zu lange anhalten, die Erregbarkeit herab, bis schliesslich völlige Unerregbarkeit eintritt. Tritt dieser Zustand der Unerregbarkeit in Folge von zu anhaltender Thätigkeit ein, so bezeichnet man ihn als „Ermüdung“. Der Eintritt derselben wird nach J. Ranke bedingt durch die Entstehung von Zersetzungsprodukten aus der Muskelsubstanz selbst, welche sich im Blute anhäufen und Ermüdungsstoffe genannt werden. Zu denselben gehört besonders die Milchsäure, aber ebenso auch die Kohlensäure und saures phosphorsaures Kali, sowie alle unter dem Namen der Extraktivstoffe des Fleisches bekannten, in die Fleischbrühe übergehenden Substanzen. Innerhalb des lebenden Körpers wird die zu grosse Anhäufung von Ermüdungsstoffen dadurch hintenangehalten, dass sie durch den Blutstrom immer wieder fortgeführt werden. Zur Herstellung der Erregbarkeit genügt es schon, den Muskel zu entbluten, oder am sichersten gelingt ihre Restitution, wenn man die Blutgefässe des Muskels mit 0·6 $^0/_0$ Kochsalzlösung ausspült. Umgekehrt kann man nach Ranke einen vollkommen erregbaren Muskel sofort ermüden, wenn man in seine Gefässe die Ermüdungstoffe (in Gestalt von Fleischbrühe) injizirt.

Nicht minder schädlich auf die Erregbarkeit des Muskels wirkt fortwährende Unthätigkeit desselben. Ist beim Menschen, wie es zu geschehen pflegt, die Lähmung eines Nerven eingetreten und dadurch der zugehörige Muskel in Unthätigkeit versetzt, so wird er zusehends dünn, atrophisch und nach ca. 2 Wochen vollkommen unerregbar; ein Zustand, der zu völligem Schwund des Muskels und zu unaustilgbaren Störungen führen muss. Es richten daher die Elektrotherapeuten in diesen Fällen ihr Bestreben darauf, solche Muskeln durch tägliches Elektrisiren in Thätigkeit zu versetzen und den Patienten zu passiven Bewegungen der gelähmten Muskeln zu veranlassen, um dem Eintritt der Atrophie vorzubeugen.

Zu den speziellen Bedingungen, unter denen die Erregbarkeit des Muskels verändert wird, gehört: 1) der Einfluss konstanter, den Muskel

durchfliessender Ströme, worüber das Nähere unten bei den Nerven; 2) die Einwirkung der Temperatur; alle Temperaturen, welche sein Gefüge gefährden, müssen die Erregbarkeit des Muskels herabsetzen, so z. B. Herabsetzung der Temperatur auf 0° und darunter, ebenso wie die Erhöhung derselben auf 50° C. und darüber; 3) vielfache mechanische Insulte, wie Zerren des Muskels u. s. w., sind ebenfalls geeignet, seine Erregbarkeit herabzusetzen.

Die Wärmebildung.

Nachdem Becquerel und Breschet schon früher an den Muskeln des lebenden Menschen eine Temperatursteigerung während der Thätigkeit derselben bsobachtet hatten, gelang es zuerst Helmholtz[1], an den ausgeschnittenen Froschmuskeln eine Temperatursteigerung während 2 bis 3 Minuten langer tetanischer Kontraktion nachzuweisen, welche er zu 0·14—0·18° C. angab. Durch Verfeinerung der Methoden konnte R. Heidenhain[2] die Wärmebildung während einer einzigen Zuckung nachweisen, die 0·001—0·005° C. beträgt. Die Grösse der Wärmeentwicklung ist im Allgemeinen von der Spannung des Muskels abhängig, und es wächst, wie die mechanische Arbeit des Muskels, so auch die Wärmebildung mit der Belastung bis zu einem Maximum, um bei noch höherer Belastung wieder abzunehmen. Wird der Muskel an seiner Verkürzung gehindert, so entwickelt er mehr Wärme, als wenn er sich gleichzeitig verkürzen kann.

In allen diesen Versuchen hebt der Muskel sein Gewicht auf die entsprechende Höhe und trägt es auch während seiner Wiederausdehnung. Wird er auf der Höhe der Kontraktion entlastet (Fick), so ist die produzirte Wärmemenge geringer, als im ersten Falle; andrerseits wird auch während der Wiederausdehnung des Muskels Wärme entwickelt, es müssen also selbst in dieser Phase der Muskelthätigkeit wärmebildende Prozesse stattfinden (Steiner).

Während des Tetanus nimmt die Wärmeentwicklung stetig bis zum Maximum zu, auf dem sie eine Zeit lang stehen bleibt, um dann, wo auch die Kontraktion in Folge der Ermüdung zu erlöschen beginnt, allmälig abzunehmen und ganz zu verschwinden, wenn der Tetanus aufgehört hat. Das Verhalten ist also ein ganz anderes, wie das der mechanischen Leistung beim Tetanus, und die hier geleistete physiologische Arbeit, welche oben als innere Arbeit bezeichnet wurde, erscheint im Muskel als Wärme.

---

[1] H. Helmholtz. Ueber die bei der Muskelaktion entwickelte Wärmemenge Müller's Archiv 1848.

[2] R. Heidenhain. Mechan. Leistung, Wärmeentwicklung etc. Leipzig 1864.

Die Temperaturbestimmungen im thätigen Muskel werden auf thermoëlektrischem Wege ausgeführt. HELMHOLTZ wendete thermoëlektrische Nadeln an, die er in den Muskel einsenkte. Vollkommener noch ist die Einführung der Thermoelemente durch HEIDENHAIN; es werden eine Reihe von Wismuth- und Antimonstreifen parallel neben einander gelöthet und durch einen Kork zusammengefasst; der einen Seite der Löthstellen wird der Muskel angelegt, die andere Seite wird in möglichst gleichmässiger Temperatur erhalten. Wenn sich der Muskel kontrahirt, so theilt er seine Wärme an die eine Reihe von Löthstellen mit, während die andere Reihe ihre Temperatur behält, wodurch ein elektrischer Strom in dem Leitersystem entsteht (Thermostrom), dessen Kraft proportional der Temperaturdifferenz der Löthstellen ist. Um die Fehlerquellen zu beseitigen, welche aus der Verschiebung des Muskels an der Säule (während seiner Kontraktion) resultiren könnten, ist die Thermosäule durch ein Hebelwerk frei und leicht beweglich so aufgehängt, dass sie der Muskelzuckung folgt.

Die elektrischen Eigenschaften des Muskels.[1]

1. Der Muskelstrom des ruhenden Muskels.

Der lebende Muskel zeigt eine Reihe von elektrischen Erscheinungen, deren Kenntniss man im Wesentlichen den Untersuchungen von E. DU BOIS-REYMOND verdankt. Einen parallelfasrigen Muskel kann man als Cylinder betrachten (Muskelcylinder), dessen Mantel einen natürlichen Längsschnitt, dessen Grundflächen, die in die Sehnen übergehen, natürliche Querschnitte darstellen. Legt man mit dem Messer senkrecht zur Längsrichtung des Muskels zwei Querschnitte an, so entstehen künstliche Querschnitte, und man nennt eine parallel zum Querschnitt genau durch die Mitte des Muskelcylinders gedachte Linie den Aequator. Wenn man nun zwei Elektroden, die in einen Galvanometerkreis aufgenommen werden, an Längs- und Querschnitt entlang verschiebt, so zeigt das Galvanometer das Vorhandensein von Strömen an, deren Gesetzmässigkeit DU BOIS-REYMOND erkannt und als Gesetz des Muskelstromes festgestellt hat. Nach der Lage der Elektroden an dem Muskelcylinder unterscheidet DU BOIS-REYMOND:

1) die wirksame Anordnung,
   a) schwache } Anordnung;
   b) starke }
2) die unwirksame Anordnung.

Die Anordnung ist wirksam, wenn von den beiden Elektroden die eine auf dem Längsschnitt und die andere auf dem Querschnitt, oder wenn beide auf dem Längsschnitt an zum Aequator unsymmetrischen Punkten stehen. Im ersten Falle ist die Anordnung stark wirksam, und

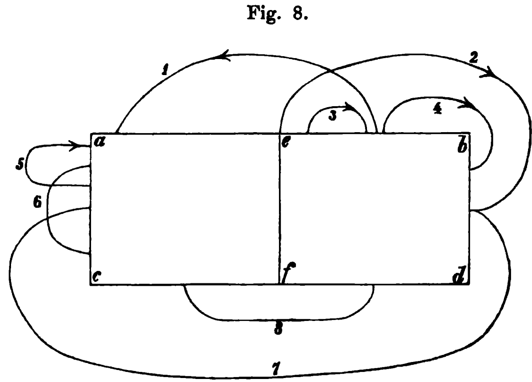
[1] E. DU BOIS-REYMOND. Untersuchungen über thierische Elektricität. Bd. I. und II. 1848. Bd. II. 2. 1860 u. Gesammelte Abhandlungen zur Muskel- und Nervenphysik. Bd. I. 1875. Bd. II. 1877.

der Strom fliesst im ableitenden Bogen vom Längsschnitt zum Querschnitt, im Muskel selbst vom Querschnitt zum Längschnitt; im letzteren Falle ist die Anordnung schwach wirksam, und es fliesst der Strom im ableitenden Bogen von dem, dem Aequator näher gelegenen, zu dem vom Aequator entfernter gelegenen Punkt, im Muskel in entgegengesetzter Richtung.

Die Anordnung ist unwirksam, wenn zwei symmetrische Punkte des Längenschnittes abgeleitet werden.

Diese Anordnungen sind in Fig. 8 wiedergegeben, wo das Rechteck *abcd* den Durchschnitt durch einen Muskelcylinder darstellt; *ab* und *cd* entsprechen dem Längsschnitt, *ac* und *bd* dem Querschnitt und *cf* dem Aequator. Die gebogenen Linien bedeuten die ableitenden Bögen und die Pfeile die Richtung der Ströme. Die Bögen 1, 2, 3, 4, 5 sind wirksame, die anderen unwirksame Anordnungen.

Fig. 8.



Schema der Ströme am Muskelcylinder.

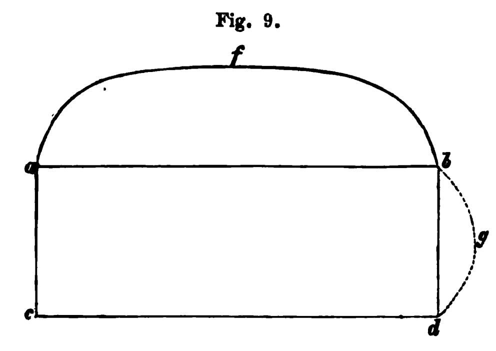
Was von dem Längsschnitt ausgesagt worden ist, gilt in gleicher Weise auch vom Querschnitt, ist aber der leichteren Uebersicht wegen weggelassen worden.

Die elektrischen Spannungen sind demnach so vertheilt, dass sämmtliche Punkte des Längsschnitts sich positiv verhalten gegen alle Punkte des Querschnittes, die sich negativ verhalten, und zwar ist die positive Spannung des Längschnittes am grössten im Aequator, von wo aus sie nach den Enden rasch abnimmt, um in die negative Spannung des Querschnittes überzugehen, die erst schwach, allmälig stärker wird und ebenso im Aequator ihre höchste negative Spannung hat (Helmholtz's positive und negative elektromotorische Oberfläche). Die Figur 9 giebt die Vertheilung der Spannungen wieder; *abcd* hat die obige Bedeutung. Auf die gerade Linie *ab* als Abscisse sind die an den einzelnen Punkten vorhandenen positiven Spannungen als Ordinaten aufgetragen; ihre Verbindungslinie, die Kurve *afb*, giebt ein übersichtliches Bild der Span-

nung. Ebenso giebt die punktirte Linie *bgd* die negativen Spannungen am Querschnitt wieder.

So ist ersichtlich, dass die Ströme der schwachen Anordnungen solchen Strömen entsprechen, die von Punkten höherer, positiver Spannung (nahe dem Aequator) zu solchen niederer, positiver Spannung (entfernter dem Aequator) fliessen, da stets ein Strom fliesst, wenn man Punkte, wenn auch von derselben, aber doch von verschieden hoher Spannung, leitend mit einander verbindet; ebenso am Querschnitt. Andrerseits wird ihre geringe Stärke gegenüber den starken Strömen von Längs- und Querschnitt verständlich, die durch den Ausgleich zweier entgegengesetzter Spannungen entstanden sind. Endlich muss die Anordnung, in der beide Elektroden auf symmetrischen Punkten des Längs- oder Querschnitts stehen, stromlos sein, weil zwei Punkte gleicher Spannung abgeleitet werden.

Fig. 9.



Schema der Oberflächenspannung am Muskelcylinder.

Wenn man den Muskel der Länge nach spaltet oder immer neue künstliche Querschnitte anlegt, so zeigen selbst die kleinsten, der Untersuchung noch zugänglichen Muskelcylinder den gesetzmässigen Muskelstrom, und man schliesst weiter, dass der Muskelstrom den denkbar kleinsten Muskeltheilchen mit Längs- und Querschnitt zukommt. Wie der Muskel des Frosches, so besitzen auch die Muskeln der sämmtlichen übrigen Thierklassen den gesetzmässigen Muskelstrom.

Die elektromotorische Kraft des Muskelstromes bei starker Anordnung beträgt 0·05—0·08 Daniell.

Der Muskelstrom gehört nur dem kontraktionsfähigen Muskel an; er verschwindet beim todten Muskel, sowie nach allen Eingriffen, die sein chemisches Gefüge alteriren; bei starker Ermüdung kann er ebenfalls bedeutend herabgesetzt sein (Roeber).

Einen bedeutenden Einfluss auf den Muskelstrom übt die Temperatur, mit der er von 2—5° C. fortwährend steigt, um zwischen 35—40° C. ein Maximum zu erreichen, nach dessen Ueberschreitung er wieder abnimmt. Die Zunahme der elektromotorischen Kraft von 2—5° zum Temperaturoptimum beträgt im Mittel 25% ihrer ursprünglichen Grösse (Steiner).

Der Muskelstrom lässt sich, ausser durch das Galvanometer, noch nachweisen: 1) durch Jodkaliumelektrolyse, indem man Jodkaliumkleister durch ihn zersetzen lässt; der Kleister färbt sich durch das an der Anode abgeschiedene Jod blau; 2) durch das Telephon mit Hilfe einer unterbrechenden Stimmgabel; 3) durch die Zuckung ohne Metalle (s. unten).

Neigungsströme. Die natürlichen Enden der Muskeln sind im Allgemeinen nicht gerad, sondern quer abgeschnitten, weshalb du Bois-Reymond auch den schief abgeschnittenen Muskel auf seine elektrischen Wirkungen untersuchte. Hierbei fand sich eine etwas andere Anordnung der Ströme: der positivste Punkt des Längsschnittes liegt nicht im Aequator, sondern in der Nähe der stumpfen Ecke, während der negativste Punkt des Querschnittes in der Nähe der spitzen Ecke liegt, und es verhält sich in einem solchen „Muskelrhombus" jeder der stumpfen Ecke näher liegende Punkt positiv gegen jeden der spitzen Ecke benachbarten Punkt; diese Ströme werden Neigungsströme genannt.

Parelektronomie. Bringt man einen ganz frischen, eben ausgeschnittenen Muskel, dessen Sehne möglichst vor jeder Berührung geschützt worden ist, zwischen die ableitenden Elektroden, so findet man zwischen Längs- und Querschnitt einen nur sehr schwachen Strom, dessen Kraft mit der Dauer der Ableitung fortwährend zunimmt. Sehr ausgebildet ist diese Eigenthümlichkeit bei den Muskeln stark abgekühlter Frösche oder von Thieren im Winterschlaf; hier kann der Strom nicht nur fehlen, sondern sogar die umgekehrte Richtung besitzen. Wird der natürliche Querschnitt durch Aetzen mit Kreosot, Alkohol, Säuren u. dgl. oder durch hohe Temperatur in einen künstlichen Querschnitt verwandelt, so ist der Strom sofort in voller Stärke vorhanden. Diese Abweichung von der Gesetzmässigkeit des Muskelstromes bezeichnet du Bois-Reymond als Parelektronomie.

2. Der Muskelstrom des thätigen Muskels.

Wird der Muskel, während er zum Galvanometer abgeleitet seinen Strom anzeigt, mit tetanisirenden Strömen in Thätigkeit versetzt, so tritt eine Veränderung des Muskelstromes ein: die Nadel des Galvanometers bewegt sich dem Nullpunkt zu, die Ablenkung wird kleiner und der Muskelstrom schwächer. Diese Erscheinung nennt man die „negative Schwankung" des Muskelstromes. Sie tritt auch dann ein, wenn der Muskel durch Reizung zwar zur Thätigkeit angeregt, aber an seiner Verkürzung durch Fixirung seiner Enden gehindert worden ist.

Die Grösse der negativen Schwankung hängt ab von der Stärke des angewendeten Reizes und der Grösse des primären Muskelstromes, sodass, wenn der letztere, wie bei der Ermüdung oder der unwirksamen Anordnung geschwächt oder gleich Null ist, auch die negative Schwankung sehr schwach oder gar nicht erscheint.

Ebenso wie der Tetanus dem Auge als ein kontinuirlicher Vorgang sich darstellt, in Wahrheit aber ein diskontinuirlicher Vorgang ist, in gleicher Weise kann auch die allmälige kontinuirliche Abnahme des Stromes, die als negative Schwankung bezeichnet worden ist, einem diskontinuirlichen Vorgange entsprechen. In der That lehrt der „sekundäre Tetanus", dass während der negativen Schwankung des Muskelstromes ein fortwährendes Auf- und Abschwanken des Stromes zwischen seiner konstanten und einer kleineren Höhe stattfindet, das so schnell verläuft, dass die Galvanometernadel nicht zu folgen vermag.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung. Die negative Schwankung, die in der Muskelfaser an der gereizten Stelle entsteht und die als ein Molekularprozess aufzufassen ist, pflanzt sich von Querschnitt zu Querschnitt mit messbarer Geschwindigkeit fort und zwar mit einer Geschwindigkeit von 3 Metern in der Sekunde (J. BERNSTEIN).[1] Die Fortpflanzung geschieht nach BERNSTEIN in einer Welle, die er die „Reizwelle" nennt. Da die Dauer der negativen Schwankung $^1/_{300}$ Sekunde beträgt, und da sie ohne nachweisbares Latenzstadium beginnt, so ist, wenn das Stadium der latenten Reizung des Muskels $^1/_{100}$ Sekunde dauert, der Prozess der negativen Schwankung schon abgelaufen, wenn die Kontraktion des Muskels beginnt; es wird also der Kontraktionswelle stets eine Reizwelle voraufgehen.

Das sog. „Nervmuskelpräparat" besteht aus dem M. gastrocnemius des Frosches in Verbindung mit seinem Nerven, dem Hüftnerven (N. ischiadicus). Wenn man nun den Nerven eines Nervmuskelpräparates *A* auf den Muskel eines zweiten solchen Präparates *B* auflegt, und den Nerven von *B* tetanisirt, so geräth nicht allein der Muskel von *B*, sondern auch der von *A* in Tetanus; man nennt diesen Tetanus den „sekundären Tetanus". Derselbe ist hervorgerufen durch die Reizung, welche die negative Schwankung des Muskelstromes von *B* auf den Nerven *A* ausübt, und seine Entstehung beweist die Diskontinuität des Vorganges während der negativen Schwankung, da der Nerv, ebenso wie der Muskel, nur durch Stromesschwankungen erregt wird. Wird der Nerv von *B* nur durch einen einzelnen Induktionsschlag erregt, so entsteht auch in dem Muskel *A* nur eine Zuckung, die man als „sekundäre Zuckung" bezeichnet.

Die Quelle des Muskelstromes.

Die elektrischen Spannungen, welche an dem Muskelcylinder beobachtet worden sind, können ihren Ursprung elektrischen Kräften verdanken, die im Muskel vorhanden sind (DU BOIS-REYMOND), oder sie können durch die Herstellung des Muskelcylinders entstanden sein (L. HERMANN). Der Hypothese von DU BOIS-REYMOND folgend nimmt man an, dass die Oberflächenspannungen der Ausdruck von elektromotorischen Kräften sind, die im Inneren des Muskels ihren Sitz haben. Um zu einer Vorstellung dieser Kräfte zu kommen, entsteht die Aufgabe, eine Kombination von Elektrizitätsquellen zu ersinnen, die 1) alle jene Spannungen an der Oberfläche zeigt, und die 2) der Morphologie des Muskels möglichst gerecht wird.

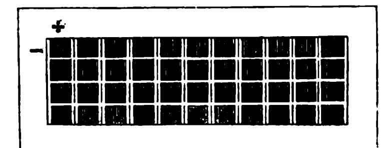
Um bei der Form des Muskels als eines Cylinders bald anzuschliessen, so sei jene gesuchte Kombination ein Kupfercylinder, dessen Mantelfläche verzinkt ist, während die Grundflächen ihre freien Kupferflächen behalten. Da Zink elektropositiv, Kupfer elektronegativ ist, so wird in einem, an Mantel und Grundfläche

[1] J. BERNSTEIN. Untersuchungen über den Erregungsvorgang im Muskel- u. Nervensysteme. 1871.

angelegten Bogen ein Strom von der Oberfläche zum Querschnitt fliessen, und so oft man auch einen Querschnitt anlegen mag, bleibt das Verhältniss immer dasselbe. Untersucht man aber zwei unsymmetrische Punkte des Längsschnitts, so ist diese Anordnung stromlos, also erfüllt das einfache Cylinderschema seine Aufgabe nicht mehr. Wird das Cylinderschema aber in eine indifferente, leitende Flüssigkeit versenkt, welche sich in einem lang-rechteckigen Troge befinden mag, und in welcher es ringsum von derselben umgeben wird, so leistet diese Kombination dasselbe wie der Muskel selbst. Ueber der Mantelfläche sind die Spannungen positiv, mit der grössten Positivität über der Mitte, über dem Querschnitt sind sie negativ, und die Mitte des Querschnitts erscheint am meisten negativ. Aber auch dieses Schema entspricht noch nicht allen Anforderungen und zwar aus zwei Gründen, denn spaltet man es der Länge nach, womit die Kupferfläche an den Längsschnitt käme, so wäre der Strömungsvorgang gestört, und zweitens genügt es nicht der Morphologie des Muskels, da derselbe kein einfacher Cylinder, sondern zum wenigsten aus einer grossen Anzahl sehr dünner Cylinder zusammengesetzt ist. Diese letztere Bemerkung führt auch sofort zu einer weiteren Kombination, wenn der Kupferzinkcylinder, wie es beim Muskel der Fall ist, aus einem Bündel solcher Cylinder bestehend gedacht wird, eine Anordnung, die allen Anforderungen genügen würde. Weiterhin wird physikalisch nichts geändert, während man, sich der Morphologie noch mehr nähernd, jeden einzelnen Cylinder der Quere nach aus lauter unendlich kleinen Zinkkupfercylindern zusammengesetzt denkt.

Jeder dieser kleinen Zinkkupfercylinder würde, auf den Muskel übertragen, einem Fleischprisma, das aus einer Abtheilung der isotropen und anisotropen Substanz besteht, entsprechen, und man kann es als ein „Muskelelement" (J. Rosenthal [1]) bezeichnen, sodass also die ganze Muskelfaser aus solchen regelmässig angeordneten Muskelelementen bestehend zu denken ist. Werden sie der Länge nach an einander gereiht, so bilden sie die Fibrillen, der Quere nach die Querscheiben, in welche die Muskelfaser zerfallen kann (s. oben). Den indifferenten umhüllenden Leiter bildet das Sarkolemm und Bindegewebe, sowie eine am Querschnitt absterbende, dünne Schicht von Muskelsubstanz. Eine solche Kombination, wie sie in Figur 10 dargestellt ist, in der die schraffirten Felder die Muskelelmente, das + und — Zeichen ihre Spannungen und der freie Raum zwischen dem inneren und äusseren Rechteck den indifferenten feuchten Leiter anzeigen, besitzt alle dieselben Spannungen, wie sie am Muskelcylinder ermittelt worden sind.

Fig. 10.



Anordnung der Muskelelemente.

Man sieht, dass diese Hypothese sich eng an diejenige anschliesst, die über die Anordnung der magnetischen Kräfte in Magnetstäben aufgestellt worden ist, nach welcher jeder Magnetstab aus lauter kleinen Molekularmagneten mit positivem und negativem Pol, die alle gleich gerichtet sind, besteht. Wo auch immer der Magnetstab getheilt wird, immer wieder erscheint er als Magnet mit seinen zwei entgegengesetzten Polen und dem Indifferenzpunkte.

Aus der Hypothese von du Bois-Reymond lassen sich die Neigungsströme

---

[1] J. Rosenthal. Allgemeine Physiologie d. Muskeln und Nerven. Internationale wissenschaftliche Bibliothek. Bd. 27. 1877.

ableiten, und zur Erklärung der Parelektronomie kann man weiter annehmen, dass die äusserste Reihe der Muskelelemente an ihrem Querschnitt Veränderungen erfahren haben, durch welche seine Negativität abgenommen hat oder völlig verschwunden ist. Wird diese Schicht, parelektronomische Schicht, durch das Messer, durch Aetzen oder dgl. zerstört, so tritt die volle Negativität des Querschnittes wieder hervor. Jene Veränderungen am Querschnitt sind wahrscheinlich hervorgerufen durch eine Nachwirkung, welche die während des Lebens auftretenden Zuckungen an den Muskelenden zurücklassen. Zur Erklärung der negativen Schwankung genügt die Vorstellung, dass bei den Bewegungen der kleinsten Muskeltheilchen die elektromotorischen Gegensätze zwischen ihren Längs- und Querschnitten verändert werden.

Methode der Untersuchung. Der wesentliche Apparat für die Untersuchung sind das Galvanometer und die ableitenden Elektroden. Als Galvanometer benutzte du Bois-Reymond zuerst einen Multiplikator mit astatischem Nadelpaar nach Nobili von 4000 Windungen feinen Drahtes, jetzt ausschliesslich die Tangentenbussole mit Spiegelablesung nach Gauss. Die Elektroden, welche zur Ableitung des Muskelstromes an den Muskel angelegt werden, können nicht einfache Metallelektroden sein, denn dieselben sind im Sinne Volta's gegen thierische Gebilde, wie gegen Flüssigkeiten ungleichartig, würden also an sich einen Strom geben; ausserdem findet aber hier beim Durchgange eines Stromes Polarisation statt. Dagegen ist amalgamirtes Zink in konzentrirtem Zinkvitriol gleichartig und unpolarisirbar. Daher werden Elektroden in folgender Vorrichtung verwendet: ein innen amalgamirtes, kleines, trogartiges Zinkgefäss, das sogenannte „Zinkzuleitungsgefäss", wird mit Zinkvitriol gefüllt; in dasselbe kommt ein ebenfalls in Zinkvitriol getränkter Fliesspapierbausch, dessen oberste Fläche mit einem Plättchen von Modellirthon, der in 0·6% Kochsalzlösung geknetet ist, bedeckt wird, auf welches der Muskel zu liegen kommt. Diese Elektroden sind einerseits gleichartig und unpolarisirbar, andrerseits ist der Muskel vor dem zerstörenden Einflusse des Salzes durch das Thonplättchen geschützt.

Der Stoffwechsel des thätigen Muskels.

Die Thätigkeit des Muskels ist von bestimmten chemischen Veränderungen begleitet, nämlich:

1) Die neutrale oder schwach alkalische Reaktion des ruhenden Muskels geht nach du Bois-Reymond's Entdeckung (1859) in die saure Reaktion über, die durch die Bildung von Fleischmilchsäure entstanden ist.

2) Die Aufnahme von Sauerstoff aus dem Blute wird eine grössere und kann gegenüber dem ruhenden Muskel auf das doppelte steigen (Ludwig u. Al. Schmidt).

3) Die Kohlensäurebildung, sowohl am ausgeschnittenen Muskel (L. Hermann), der sie an die umgebende Luft abgiebt, als auch im künstlich durchbluteten Muskel (Ludwig u. Al. Schmidt), in dem sie in den Blutstrom übergeht, ist eine erhöhte.

Dieser erhöhte Gaswechsel der Muskeln während ihrer Thätigkeit reflektirt sich auch an der Gesammtrespiration des Individuums, für

welche schon oben eine Zunahme der Sauerstoffaufnahme und der Kohlensäureabgabe während der Thätigkeit konstatirt worden ist.

4) Der Wasserextrakt des Muskels nimmt nach Helmholtz (1845) ab, der Alkoholextrakt zu.

5) Das Glykogen und der Traubenzucker nehmen ab, während der Muskelzucker, das Inosit, unverändert bleiben soll.

Eine Frage von grossem Interresse ist die, welche chemischen Bestandtheile bei der Thätigkeit des Muskels verbraucht werden. Zur Entscheidung untersucht man die chemische Zusammensetzung des Muskels während der Ruhe und der Thätigkeit. In der oben ausgeführten Untersuchung sieht man, dass wesentlich, wie M. Traube zuerst ausgesprochen hat, Kohlehydrate, also stickstofffreie Substanzen, verbraucht werden. Dieses Resultat wird dadurch bestätigt, dass der Verbrauch von Eiweissen nicht entsprechend der geleisteten Arbeit vergrössert erscheint, wie schon oben nachgewiesen worden ist. Die Kohlehydrate sind demnach als die Kraftquelle der Muskelthätigkeit zu betrachten. Die geringe Zunnahme der ausgeschiedenen Harnstoffmenge während der Muskelthätigkeit ist auf den Verbrauch von eiweisshaltiger Muskelsubstanz zu beziehen, aber nur in dem Sinne, dass die Muskelsubstanz, ebenso wie die Eisentheile einer Dampfmaschine, einer Abnutzung unterliegt. Die Zufuhr von stickstoffhaltiger Nahrung ist daher nothwendig, um den Muskel in normalem Zustande zu erhalten, die Zufuhr von kohlenstoffreicher Nahrung (Kohlehydrate und Fett), um dem Muskel das Material für seine Thätigkeit zu liefern.

Die Muskelstarre.

Wenn man einen ausgeschnittenen Muskel längere Zeit liegen lässt, so nimmt seine Erregbarkeit bei Warmblütern sehr schnell, bei Kaltblütern langsam ab und der Muskel wird steif, ein Zustand, den man als „Muskelstarre“ bezeichnet. Dabei wird der Muskel trübe und undurchsichtig, verliert seine Elastizität und ist leicht zerreisslich, büsst seinen Strom ein oder hat einen schwachen Strom in umgekehrter Richtung, entwickelt Wärme, ebenso Kohlensäure und reagirt sauer. Bei den Muskeln warmblütiger Thiere kann die Starre schon nach 10 Minuten eintreten, bei denen der Kaltblüter tritt sie je nach der Temperatur erst nach Tagen auf. Die Muskelstarre wird begünstigt: 1) durch vorausgegangene angestrengte Arbeit, besonders Tetanus, durch welche Mittel derselbe auch immer hervorgerufen werde; 2) durch die Temperatur: je höher die Temperatur der Umgebung ist, um so früher tritt sie ein, sodass man Muskeln durch gewisse hohe Temperaturen in einigen Minuten in Starre, die sog. „Wärmestarre“, versetzen kann; für Froschmuskeln genügt ein Eintauchen derselben in Wasser von 40° C., für Säugethiermuskeln 50°, für Taubenmuskeln 53°; 3) durch chemische Agentien, wie destillirtes Wasser (Wasserstarre), Säuren (Säurestarre), Alkalien, sowie Chloroform, Senföl u. s. w.; 4) innerhalb des Körpers durch Abschneiden der Blutzufuhr mittelst Unterbindung der zuführenden Blutgefässe; die-

selbe kann nach Entfernung der Ligatur wieder verschwinden und der Muskel zur Norm zurückkehren. In den künstlich durchbluteten Muskeln trat die Starre nicht ein, wenn das durchgeleitete Blut sauerstoffhaltig war, fehlte aber nicht bei Durchleitung von sauerstofffreiem Blute; es ist demnach die Starre hier Folge des Mangels an Sauerstoff. Nachdem schon Brücke das Wesen der Starre in einem der Blutgerinnung analogen Prozesse, in der Gerinnung eines dem Muskel eigenthümlichen Eiweiskörpers, des Muskelfibrins, gesucht hatte, wies Kühne nach, dass die Muskelstarre auf der Gerinnung des dem Muskel eigenthümlichen, spontan gerinnungsfähigen Eiweisskörpers, des Myosins, beruhe und dass somit alle die Einflüsse, welche die Gerinnung des Myosins beschleunigen, auch den Eintritt der Starre beschleunigen müssen.

Es besteht offenbar eine Aehnlichkeit zwischen einer Reihe von physikalischen und chemischen Charakteren des thätigen und erstarrenden Muskels, aber die restirenden Differenzen zwischen beiden Zuständen beziehen sich gerade auf die charakteristischen Erscheinungen des thätigen und erstarrenden Muskels: 1) mit der Thätigkeit treten gewisse gesetzmässige, elektromotorische Wirkungen auf, die bei Eintritt der Starre fast vollkommen verschwinden; 2) der thätige Muskel kann Arbeit leisten, der starre niemals; 3) in dem letzteren gerinnt das Myosin, bei der Muskelthätigkeit ist dieser Vorgang bisher noch nicht beobachtet worden.

Wenn man einen Muskel auf einen Augenblick in siedendes Wasser bringt, so stirbt er, ohne zu erstarren und ohne seine neutrale Reaktion zu verlieren (du Bois-Reymond), ebensowenig bildet er hier Kohlensäure (L. Hermann); dasselbe findet bei der durch Mineralsäuren hervorgerufenen Starre statt, sodass diese von der gewöhnlichen Starre zu unterscheiden ist.

Die Starre ist kein bleibender Zustand des Muskels, sondern sie löst sich wieder mit dem Eintritt der Fäulniss: die saure Reaktion geht durch Bildung von Ammoniak in die alkalische über, es entwickelt sich Kohlensäure, Stickstoff und Schwefelwasserstoff.

Auf der Muskelstarre beruht der eigenthümliche Zustand von Steifigkeit, in den die Gliedmaassen von Leichen sehr bald übergehen, und den man als „Todtenstarre“ bezeichnet. Diese entsteht durch die allgemein eintretende Starre sämmtlicher Muskeln, beginnt frühestens 10 Minuten, spätestens 7 Stunden nach dem Tode und ist 2—6 Tage danach wieder verschwunden. Im Allgemeinen hält sie um so länger an, je später sie eingetreten ist. — Die Todtenstarre erfasst nicht alle Muskeln der Leiche zu gleicher Zeit, sondern nach einer von Nysten aufgestellten Regel in einer bestimmten Reihenfolge: zuerst die Muskeln des Kopfes und des Halses, darauf die des Rumpfes und endlich die der Extremitäten, und verschwindet wieder in derselben Reihenfolge.

II. Die glatten Muskeln.

Die glatten Muskelfasern stellen spindelförmige Gebilde von dem Aussehen einer Zelle dar, woher ihr Name „contraktile Faserzelle“ stammt.

Eine solche kontraktile Zelle ist lang-spindelförmig, ohne Membran und besitzt einen ovalen, längsgestellten Kern, in dem nach der Angabe einiger Autoren die Nerven enden sollen. Den quergestreiften Muskelfasern analoge Streifen sind nicht vorhanden, dagegen sind sie im Ganzen doppeltbrechend. Die kontraktilen Faserzellen kommen nicht einzeln, sondern gewöhnlich als muskulöse Häute vor, in denen sie ihrer Längsrichtung nach aneinandergekittet sind, wie im Darmkanal, den Gefässen u. s. w. Sie sind alle dem Willen entzogen und werden unwillkürlich bewegt.

Ihre chemische Zusammensetzung gleicht der der willkürlichen Muskeln; die bei ihnen ebenfalls auftretende Starre ist jedenfalls auch auf eine Myosingerinnung zurückzuführen; sie reagiren stets neutral oder alkalisch, nur bei den Muskeln des kontrahirten Uterus ist saure Reaktion beobachtet worden. Sie antworten auf alle die Reize, durch welche auch die quergestreiften Muskeln erregt werden können, aber es ist für ihre Bewegungen charakteristisch, dass dieselben bei ihrer Langsamkeit mit unbewaffnetem Auge verfolgt und deren zeitliche Verhältnisse mit der Uhr in der Hand bestimmt werden können. Die schnellste Bewegung haben die glatten Muskeln des Auges: die Muskeln der Iris und der M. cilciaris, diesen folgen die Muskeln des Darmes und des Ureter, die langsamsten Bewegungen haben die glatten Muskeln der Blutgefässe. Das Stadium der latenten Reizung dauert einige Sekunden und dem entsprechend ist auch die Dauer der Verkürzung. Am Darm, dem Ureter u. s. w. pflanzt sich von dem Orte der Erregung die Bewegung in Form einer peristaltischen Welle mit einer Geschwindigkeit von 20—30 Mm. in der Secunde fort, theils durch Uebertragung der Erregung von nervösen Gebilden auf die Muskeln, theils aber auch nach Engelmann (vgl. oben S. 133) durch direckte Uebertragung vou einer Muskelzelle auf ihr Nachbarelement.

Die elastischen und thermischen Eigenschaften der glatten Muskelfasern sind bisher gar nicht, ihre mechanischen Verhältnisse nur wenig untersucht worden. Elektromotorisch sind sie ähnlich wirksam, wie der ruhende quergestreifte Muskel, nur sind die Ströme hier schwächer, als dort.

Anhang.

1. Die Bewegung des Protoplasma.

Der Muskelbewegung analog ist die protoplasmatische Bewegung, die einer grösseren Reihe thierischer Zellen im erwachsenen Zustande zukommt. Man hatte schon früher, namentlich an niederen Thieren, relativ ausgiebige Bewegungen beobachtet, ohne dass dort Muskeln hatten nach-

gewiesen werden können. Man bezeichnete diese bewegungsfähige Substanz wegen ihrer Aehnlichkeit mit der Muskelbewegung als „Sarkode“ σάρξ das Fleisch). Diese Bezeichnung, als eine spezifische, ist verlassen worden, seitdem namentlich durch die Untersuchungen von M. SCHULTZE, KÜHNE u. A. sich herausgestellt hatte, dass die Kontraktilität einer und derselben überall vorkommenden Grundsubstanz von bestimmter physikalisch-chemischer Zusammensetzung zukomme. Diese Substanz ist das Protoplasma (s. S. 8) und ihre Bewegung nennt man protoplasmatische Bewegung, von der sich die Bewegung der Muskeln nur als eine höhere Entwicklung quantitativ unterscheidet.

Die Protoplasmabewegung im engeren Sinne kommt einer Reihe von kontraktilen Zellen zu und besteht in dem Vermögen derselben durch Ausstrecken von Fortsätzen und Wiedereinziehen derselben zunächst ihre Form, weiterhin aber auch mit Hülfe dieser Fortsätze, der Pseudopodien, ihren Ort zu verändern. Solche Individuen sind: 1) eine Reihe niederer Thiere, wie Amöben, Myxomyceten, Rhizopoden, Polythalamien u. s. w.; 2) die Pigmentzellen, deren Kontaktilität von BRÜCKE am Chamäleon näher untersucht worden ist; 3) die farblosen Blut-, die Lymph- und Speichelzellen, deren Identität oben ausgesprochen worden ist; die Bewegungen derselben werden durch die Temperatur begünstigt und erreichen ihre Höhe bei der Körpertemperatur, wie M. SCHULTZE mittelst seines heizbaren Objekttisches nachgewiesen hat; 4) die Zellen des fibrillären Bindegewebes (KÜHNE); 5) die Zellen der Hornhaut (v. RECKLINGHAUSEN).

Diese Bewegung kommt nur dem lebenden Protoplasma zu, und alle Einflüsse, welche seinen Bau bedrohen, schädigen auch die Bewegung, wie z. B. ein zu hoher oder zu niedriger Temperaturgrad. Wie die Muskelsubstanz, so kann auch das Protoplasma durch mechanische und besonders elektrische Reize in Bewegung versetzt werden. Von hohem Interesse ist es, dass diese Bewegung in directer Beziehung zum Nervensysteme stehen kann, wie z. B. BRÜCKE für das Chamäleon bewiesen hat. Dasselbe hat die Eigenschaft, unter gewissen Bedingungen seine Farbe zu verändern, die es in seiner Haut gelegenen Pigmentzellen und gewissen Farbenreflexen verdankt. Wird ein Chamäleon mit Strychnin vergiftet, oder werden demselben eine Anzahl von Hautnerven durchschnitten, so ändert sich seine Farbe; denselben Einfluss üben psychische Erregungen u. s. w. Einen gleichen Einfluss des Nervensystems auf die kontraktilen Elemente der Hornhaut hat KÜHNE gesehen, indem Reizung motorischer Nerven die Hornhautelemente, in welchen die Nerven direkt enden sollen, in Thätigkeit versetzte. Auch die Steinbutte, welche, wie verschiedene andere Amphibien und Fische, Farbenwechsel ihrer Haut zeigt, wurde nach Durchschneidung ihres N. sympathicus unterhalb der Durchschnittsstelle dunkel.

Die Brown'sche „Molekularbewegung" besteht in einer zitternden und zugleich fortschreitenden Bewegung kleinster, in einer Flüssigkeit suspendirter Körnchen aller Art; sie hat ihren Grund in kleinen, in der Flüssigkeit vorhandenen Strömchen, von denen die Körnchen getragen werden. Die gleiche Molekularbewegung ist bisher an den farblosen Blutzellen, den Speichel-, Eiter-, Schleim-, Knorpel- und Pigmentzellen beobachtet worden; sie ist mit jener Brown'schen Molekularbewegung zwar nicht identisch, aber vielfach analog. Jedenfalls scheint dieselbe zu den Lebenserscheinungen der Zelle selbst in Beziehung zu stehen, denn der Tod der Zelle vernichtet auch die Molekularbewegung in derselben.

2. Die Bewegung der Flimmer- und Samenzellen.

Wenn man ein kleines Stück der Rachenschleimhaut des Frosches unter dem Mikroskop betrachtet, so sieht man die Fläche wie ein vom Winde bewegtes Kornfeld hin- und herwogen. Dieses Wogen ist durch die Bewegung feiner Härchen, der Cilien, hervorgebracht, welche in grosser Zahl der Grundfläche von Cylinderzellen aufsitzen und sich bald umbiegen, bald wieder aufrichten. Diese Flimmerzellen finden sich als Epithel verschiedener Schleimhäute unter dem Namen des Flimmerepithels: 1) in den Luftwegen vom Naseneingang bis hinunter zu den Lungen; 2) in dem ganzen Genitalkanal vom Anfang der Tuben bis zum äusseren Muttermund; 3) in den Gehirnventrikeln und in dem Spinalkanal.

Die Samenzellen können ebenfalls als Flimmerzellen mit nur einer Cilie betrachtet werden; ihr Schwanz ist diese Cilie. Ihre Bewegung ist eine peitschende.

Bringt man auf eine flimmernde Fläche fein pulverisirten Kohlenstaub, so wird derselbe mit ziemlicher Geschwindigkeit durch die Thätigkeit der Flimmerhaare fortbewegt. Wenn der Flimmerbewegung auch eine relativ erhebliche Kraftentwicklung zukommen mag, so ist doch ihre Bedeutung für den Organismus der höheren Thiere noch nicht erkannt, denn es ist z. B. nicht zu verstehen, welche Funktion die Flimmerbewegung in den Luftwegen haben könnte. Dagegen ist sie von Bedeutung in dem Leben einer grossen Reihe niederer Organismen, wie z. B. bei den Schwärmsporen der Algen, den Flagellaten oder Geisselschwärmern u. s. w., die nur durch ihre Flimmerbewegungen Lokomotionen vollführen können.

Die ausgedehntesten Untersuchungen über Flimmerbewegung sind von Purkinje und Valentin gemacht worden: alle diejenigen Substanzen, welche den Bau der Flimmerzellen gefährden, wie Säuren und starke konzentrirte Alkalien, vernichten die Flimmerbewegung, Narcotica sind unwirksam, ebenso ist die Flimmerbewegung unabhängig vom Nervensystem. Eine grosse Analogie besteht zwischen der Flimmer- und Muskel-

bewegung; die erstere nämlich besteht am besten bei mittlerer Temperatur, sehr hohe oder sehr niedrige Temperatur macht sie aufhören, sie ermüdet und kann sich wieder erholen, nach KISTIAKOWSKY und ENGELMANN wird sie durch elektrische Stromesschwankungen zu lebhafterer Thätigkeit angeregt; endlich hört kürzere oder längere Zeit nach der Entfernung aus dem Körper die Flimmerbewegung auf, und es tritt „Starre" ein.

Sehr intereesant ist die Beobachtung von VIRCHOW, dass der durch Ermüdung herbeigeführte Stillstand der Flimmerbewegung durch Zusatz von sehr verdünnten Alkalien beseitigt werden kann; vielleicht handelt es sich hier, wie bei den Muskeln, um die Neutralisation von durch die Thätigkeit gebildeter Säure, oder es wird der Schleim, der sich auf ihrer Oberfläche ansammelt und ihre Bewegung stört, aufgelöst.

§ 2. Spezielle Bewegungslehre.[1]

Die spezielle Bewegungslehre behandelt die Gesetze, nach denen die mechanische Leistung der Muskeln Verwendung findet, indem diese letzteren auf das Skelett und dadurch auf die Aussenwelt einwirken.

Allgemeines, Die Muskeln, welche zur Bewegung des Skelettes verwendet werden, sind an die entsprechenden Knochen des Skelettes in bestimmter Weise angeheftet. Diese Anheftung ist grösstentheils keine direkte, sondern eine indirekte durch Vermittlung von Sehnen und Fascien. Die Sehnen, welche mit den Muskeln durch eine Kittsubstanz ausserordentlich fest verbunden sind, werden entweder allmälig schmaler und enden spitz, oder sie strahlen fächerfärmig aus, um ganz breit zu enden. Im ersteren Falle wird, wenn ein Muskel von grossem Querschnitt durch eine spitz endende Sehne am Knochen befestigt ist, bei grosser Kraft ein bedeutender Zug auf einen Punkt des Knochens ausgeübt, im anderen Falle ermöglicht die Anheftung des Muskels an eine breit sich inserirende Sehne (Fascie) eine Kraftentwicklung des Muskels auf eine grössere Fläche.

Wenn ein Muskel sich zwischen seinen Insertionspunkten zusammenzieht, so bewegen sich diese beiden, welche in der Regel zwei Knochen angehören, gegeneinander oder, was gewöhnlich der Fall ist, nur der eine gegen den anderen, während der letztere festgestellt ist. Die Richtung des Zuges, welchen der Muskel auf seine Insertionspunkte ausübt, ist im Allgemeinen die gerade Linie, aber sie kann eine Veränderung erfahren: 1) durch Uebertragung auf eine Rolle oder auf ein Sesambein, wie ersteres bei dem M. trochlearis (obliquus superior oculi) der Fall ist und letzteres bei den Oberschenkelmuskeln, die sich an die Kniescheibe

[1] G. H. MEYER. Lehrbuch d. Anatomie d. Menschen. 1873.

inseriren; 2) durch schiefe Insertion des Muskels (unter spitzem oder stumpfem Winkel). In allen diesen Fällen wird niemals die volle Kraft des Muskels zur Verwendung kommen, sondern nur ein Theil, der für jeden einzelnen Fall nach dem Parallelogramm der Kräfte zu bestimmen ist. Rechtwinklig inserirt, sodass die volle Kraft des Muskels zur Wirkung kommt, sind nur die in die Achillessehne auslaufenden Wadenmuskeln am Tuber calcaneum und die Kaumuskeln am Ober- und Unterkiefer.

Im Allgemeinen sind die Muskeln an ihren Insertionsenden so angeheftet, dass sie durch ihre Elastizität etwas gedehnt sind; denn wird ein Muskel zwischen seinen Insertionen durchschnitten, so entfernen sich vermöge ihrer Elastizität die durchschnittenen Muskelenden von einander. Diese Spannung hat zur Folge, dass bei eintretender Zusammenziehung der Muskelzug sogleich seine Wirksamkeit auf die Knochen entfalten kann, während der Muskel andrerseits, wenn die Wirkung des Reizes auf ihn nachlässt, sich wieder auf seine ursprüngliche Länge ausdehnt.

Die Wirkung der Muskeln auf die Knochen kann eine einfache oder eine komplizirte sein. Einfache Wirkungen sind Beugung, Streckung, Adduktion, Abduktion und Rotation des Knochens, an dem der zweite Insertionspunkt des Muskels sich befindet; oder die Wirkung ist eine komplizirte, wenn die Muskeln so angeordnet sind, dass sie zugleich rotiren und flektiren oder rotiren und abduziren. Man hat sich für diese komplizirte Wirkung vorzustellen, dass die flektirende Wirkung erst eintritt, wenn die rotirende vollendet ist. Je nachdem diese Wirkungen gleichzeitig sind oder zeitlich auf einander folgen, unterscheidet man sie als erste oder zweite Wirkung, oder wenn sie ihrer Grösse nach ungleich sind, als Haupt- und Nebenwirkung.

Muskeln, deren Wirkung einander entgegengesetzt ist, nennt man Antagonisten, und solche, deren Wirkung eine gleiche ist, Synergeten. Es kommen am Rumpfe namentlich solche Anordnungen von Muskeln vor, dass Muskeln aus einer bestimmten Gruppe bald Antagonisten, bald Synergeten zu einander vorstellen.

Die Knochen, auf welche sich die Muskelwirkung äussert, stellen Hebel dar und zwar vorzugsweise einarmige Hebel, d. h. solche, bei denen Kraft und Last auf derselben Seite des Drehpunktes angreifen. Ganz entgegengesetzt der vollen Ausnutzung der Muskelkraft greifen die Muskeln (Kraft) nicht an dem langen, sondern an dem kurzen Hebelarme an, wodurch sie, um die gleiche Last zu heben, mehr Kraft aufwenden müssen, als wenn sie am langen Hebelarme angreifen. Dagegen erwächst daraus der Vortheil, dass die Bewegung der Last mit grösserer Geschwindigkeit geschieht, als wenn die Kraft am langen Hebelarme angreift. Man bezeichnet diese Hebel deshalb wohl als Wurfhebel.

I. Die Mechanik des Skelettes.

Das Skelett besteht aus einer grossen Anzahl von sehr verschieden geformten Knochen, die miteinander mehr oder weniger fest verbunden sind. Die Art dieser Verbindung entspricht der Grösse ihrer Beweglichkeit gegeneinander. Diese Verbindungen sind: 1) die Naht (Sutura), 2) die Fuge (Symphysis); 3) das Gelenk (Arthrosis).

Die Naht ist dadurch gegeben, dass zwei breite Knochen durch wechselseitiges Ineinandergreifen der Erhöhungen des einen in die Vertiefungen des anderen zusammengehalten werden; sie bildet die festeste Art der Knochenverbindung und ist so stark, dass sie nur Gewalten nachgiebt, die auch den Knochen zerbrechen.

Die Bedeutung der Nahtverbindung liegt nicht sowohl darin, eine Vereinigung zweier Knochen zu sein, als vielmehr darin, eine Trennung zweier Theile desselben Knochens zu bilden, die das Wachsthum eines von ihnen umschlossenen Hohlraumes ermöglicht (G. H. Meyer).

Die Symphyse kommt dadurch zu Stande, dass zwei nicht kongruente, dick überknorpelte Knochenflächen durch straffe Bandapparate zusammengehalten werden. Die Grösse der Beweglichkeit nimmt zu mit der Höhe des Knorpels und nimmt ab mit der Zunahme des Querschnittes. Im Allgemeinen ist die Beweglichkeit der Symphysenverbindung eine nur geringe, aber in Folge ihrer Elastizität ist sie von wesentlicher Bedeutung und ist da angewendet, wo es auf eine feste, aber nachgiebige und elastische Verbindung der Knochen ankommt, wie z. B. zwischen den Knochen des Beckens und den zwischen Wirbelkörpern.

Die Gelenke.

Die Gelenke sind Verbindungen zweier oder mehrerer Knochen mit einander, die mit verknorpelten, meist kongruenten Knochenflächen (Gelenkflächen) an einander liegen und durch verschiedene Momente in dieser Lage erhalten werden. Um die ganze Gelenkfläche herum entspringt vom Periost eine fibröse Membran (Kapselmembran), die sich ebenso um die Gelenkfläche des anderen Knochens befestigt und einen zwischen den Gelenkenden gelegenen Hohlraum abschliesst, welcher die Gelenkhöhle genannt wird. Das Innere der Höhle ist mit Ausnahme der Gelenkflächen von einer Synovialmembran ausgekleidet, welche die Gelenkschmiere (Synovia) absondert.

In die Kapselmembran findet man starke fibröse Faserzüge eingewebt, die von einem Knochenende zum anderen hinübergehen. Dieselben sind entweder Hülfsbänder oder Hemmungsbänder; die ersteren unterstützen die Bewegungen des Gelenkes, die letzteren hindern sie, namentlich da, wo es sich um übertriebene Bewegungen durch Zug oder Druck

handelt. Diese Hemmungsbänder werden in ihrer Funktion an einzelnen Gelenken durch Knochenvorsprünge, die sog. „Knochenanschläge" unterstützt, wie einen solchen z. B. das Olecranon für die übergrosse Streckung und der Proc. coronoides für die übergrosse Beugung des Armes darstellt.

Die Gelenkflächen werden in ihrer Lage an einander erhalten: 1) durch die Hülfsbänder; 2) den Muskelzug; 3) den Luftdruck. Die Hülfsbänder und der Muskelzug derjenigen Muskeln, welche um ein Gelenk herumliegen, drücken die Gelenkflächen mehr oder weniger fest aneinander. Werden sie durchschnitten oder die Muskeln gelähmt, so können sich die Gelenkenden von einander entfernen. Von grosser Bedeutung ist der Luftdruck, der, da die Gelenkhöhle luftfrei ist, die Gelenkenden gegen einander drängt und sie in inniger Berührung erhält, gleichzeitig aber auch die herumliegenden Weichtheile auf das Gelenk hindrängt, sodass ein gesundes Gelenk strenggenommen keine eigentliche Gelenkhöhle besitzt.

So ist im Allgemeinen die Gelenkverbindung eine Knochenverbindung von grosser Beweglichkeit und dabei grosser Ausgiebigkeit; ihr Platz wird also da sein, wo es sich, wie namentlich in den Extremitäten, um grosse Beweglichkeit handelt.

Nach der Form der Gelenkenden, welcher auch eine verschiedene Beweglichkeit entspricht, unterscheidet man die Gelenkflächen als:

1) ebene Gelenkflächen;
2) kugelförmige Gelenkflächen;
3) kegel- oder walzenförmige Gelenkflächen nebst ihren Modifikationen der stattel- und schraubenförmigen Gelenkflächen;
4) spiralige Gelenkflächen.

Die Gelenke selbst lassen sich nach der Zahl und Lage der Axen, um welche Bewegungen stattfinden können, in einaxige, zweiaxige, dreiaxige und mehraxige Gelenke theilen.

Die ebene Gelenkfläche bildet das sog. straffe Gelenk von sehr geringer Beweglichkeit, das der Symphyse sehr nahe steht. Die Beweglichkeit ist deshalb so gering, weil die beiden sich berührenden Gelenkflächen fast eben und plan sind und von einer sehr kurzen und straffen Kapselmembran eingeschlossen werden. In diesem Gelenke sind nur äusserst geringe Verschiebungen nach allen Seiten hin und eine Drehung des einen Knochens um eine Axe möglich, welche auf der Gelenkfläche senkrecht steht. Einige Gelenke der Hand- und Fusswurzel gehören zu dieser Form.

Die kugelförmige Gelenkfläche bildet das Gelenk allseitigster und freiester Beweglichkeit, das sog. freie Gelenk (Arthrodie). Die Gelenkenden, kongruente Kugelflächen, sind von einer losen Kapsel eingeschlossen, in welche Hülfs- und Hemmungsbänder eingewebt sein können.

Der Typus dieser Gelenkform ist das Schultergelenk, wo das eine Gelenkende, der Oberarmkopf, ein Drittel einer Kugel darstellt, die auf der entsprechenden, aber kleineren hohlkugeligen Fläche, der Gelenkfläche des Schulterblattes (Cavitas glenoidalis) gleitet. Die Bewegungen, welche im Schultergelenk ausgeführt werden können, sind sehr mannigfaltig: sie können Beugungen, Streckungen, Drehungen u. s. w. nach allen Richtungen sein, aber sie lassen sich alle auf drei auf einander senkrecht stehende Durchmesser als Axen zurückführen, weshalb diese Gelenke als dreiaxige Gelenke bezeichnet werden; diese Bewegungen geschehen alle in einem Kegel, dessen Spitze in dem Berührungspunkte der Gelenkfläche mit dem Oberarmkopf liegt, und dessen Mantel von dem Oberarm beschrieben wird. Die Bewegung wird gehemmt durch das Acromion, den Proc. coracoideus und die um das Gelenk herumliegenden Muskeln. Die Festigkeit des Gelenkes wird unterstützt durch den M. deltoides und den Luftdruck (s. oben). Wird die Beweglichkeit des Gelenkes dadurch herabgesetzt, dass die hohlkuglige Gelenkfläche sich vertieft und zur Pfanne wird, so entsteht das Nussgelenk, welches im Hüftgelenk gegeben ist. Dasselbe ist von ganz besonderem Interesse, weil es nach Entfernung aller seiner Verbindungen allein durch den Luftdruck in seiner Lage erhalten wird. Daher ist der Schenkel vollkommen äquilibrirt und kann sich, unbehindert durch seine Schwere, sehr leicht in der Pfanne bewegen. Nur wenn die Gelenkhöhle eröffnet und Luft eingetreten ist, oder wenn das Gelenk sich im luftleeren Raume befindet, fällt der Oberschenkel aus der Pfanne heraus. Eine Vertiefung der Pfanne, wodurch ein genaues Anschliessen der Gelenkflächen erleichtert wird, erzeugt noch das Supercilium cartilagineum. Gehemmt werden die Bewegungen im Hüftgelenk durch die kurze, straffe Gelenkkapsel und das Lig. superius, welches die Ueberstreckung hindert (Ed. Weber), während das Lig. teres bei der Streckung die Adduktion und bei der Beugung die Drehung des Rumpfes um seine Längenaxe unmöglich macht.

Die kegel- oder walzenförmige Gelenkfläche bildet zwei Arten von Gelenken: das Winkel- oder Charniergelenk und das Drehgelenk. In beiden Fällen trägt das eine Gelenkende eine Gelenkfläche, die ein Stück eines kegel- oder cylinderförmigen (walzenförmigen) Rotationskörpers darstellt, während die andere Gelenkfläche hohl und kongruent, aber meistens kleiner ist. Die Bewegung geschieht immer nur in einer Ebene, und zwar dreht sich die hohle Gelenkfläche auf der Oberfläche der gewölbten um die Axe des Kegels oder Cylinders (Drehaxe des Gelenkes). Diese Gelenke sind demnach einaxige Gelenke. Winkelgelenke sind die Gelenke der Finger, der Zehen (Carpo-Metacarpo- und Tarso-Metatarso-Gelenk) und das Ellenbogengelenk und zwar das Humero-Ulnargelenk. Das gewölbte Gelenkende befindet sich

am Oberarm, das hohle an der Ulna. Die Bewegung, welche ausgeführt wird, besteht nur in Beugung und Streckung. Dadurch, dass das gewölbte Gelenkende noch rinnenartige Furchen besitzt, wird es zur Rolle, und da die Furchen schraubenartig gewunden sind, das Charnier zum Schraubencharniergelenk, dessen Schraube am rechten Arme rechts, am linken links gewunden ist. Man bezeichnet jene Rinnen der Rolle und die denselben entsprechenden Leisten in der hohlen Gelenkfläche der Ulna als Führungslinien. Ein seitliches Ausweichen in diesem Gelenk wird theils durch die Führungslinien, theils durch die jedem Ginglymus eigenen, seitlichen Hülfsbänder (Lig. lateralia) vermieden. Die Proc. coronoideus und anconaeus stellen die Knochenanschläge vor, welche eine übermässige Beugung oder Streckung verhindern. Bei dem Dreh- oder Radgelenk geschieht die Bewegung um die Axe des einen Knochens, die zugleich die Drehaxe des Gelenkes vorstellt, während bei dem Ginglymus die Axe beider Knochen sich senkrecht zur Gelenkaxe bewegt. Ein solches Drehgelenk ist das Radio-Ulnargelenk, in welchem Pro- und Supination dadurch ausgeführt werden, dass der Radius, sich um seine eigene Axe drehend, einen Theil eines Kegelmantels beschreibt, dessen Spitze in der Eminentia capitata humeri gelegen ist. Einen zweiten Fall von Drehgelenk bietet die Bewegung des Atlas um den Zahnfortsatz des zweiten Halswirbels. Eine Modifikation des Ginglymus ist das Sattel- und Knopfgelenk. Im Sattelgelenk trägt das eine Gelenkende eine gewölbte Rolle, deren Aushöhlung in der einen Richtung konvex und in der darauf folgenden konkav ist; diese Rolle bewegt sich in einer entsprechenden Hohlrolle, und es findet eine Bewegung in zwei auf einander senkrechten Axen statt, deren eine einem der beiden Gelenkknochen angehört. Ein solches Sattelgelenk (zweiaxiges Gelenk) ist das Gelenk zwischen dem Os metacarpi des Daumens und dem Os multangulum majus und das Brustbein-Schlüsselbeingelenk. Das Gelenk gestattet Beugung und Streckung, Ab- und Adduktion, aber keine Drehung (unter Adduktion und Abduktion versteht man die Näherung oder Entfernung eines Gliedes gegen die Mittellinie des Körpers; für die Finger und Zehen handelt es sich um die Bewegung gegen die Mittellinie der Hand und des Fusses). Das Knopfgelenk besitzt eine eiförmig gestaltete Gelenkfläche, die in einer entsprechend ausgehöhlten Gelenkfläche gleitet, und gestattet ebenfalls eine Bewegung in zwei Axen, die aber in demselben Gelenkende enthalten sind, und zwar die eine in der langen Axe des eiförmigen Rotationskörpers, die andere in seiner kurzen Axe. Solche Gelenke sind das Vorderarm-Handgelenk und das Kiefergelenk.

Die spiralige Gelenkfläche bildet das Spiralgelenk, wie es im Kniegelenk gegeben ist. Die beiden Kondylen sind von vorn nach hinten und seitlich gebogen; ein Sagittalschnitt zeigt jeden Condylus als

eine Spirale, deren Mittelpunkt etwas nach rückwärts liegt, und deren Radienvektoren von hinten nach vorn an Länge zunehmen. Das Gelenk gestattet zwei Arten von Bewegung, nämlich Beugung und Streckung, sowie Drehung. Beugung und Streckung geschehen aber nicht, wie zu erwarten wäre, um eine Drehungsaxe, sondern die Drehungsaxe wechselt fortwährend, da jedes der Spirale angehörige Kurvenstück sich um den ihm zugehörigen Mittelpunkt abwickelt. Die Spurlinie (die Linie, welche in der einen Gelenkfläche beschrieben wird, wenn man in die gegenüberliegende Gelenkfläche einen Stift befestigt hat) zeigt einen schraubenförmigen Gang an, der sich am rechten Knie rechts, am linken Knie links windet. Demnach macht der Unterschenkel bei der höchsten Streckung eine Drehung nach aussen, während der Oberschenkel, wenn der Unterschenkel feststeht, bei dem Uebergang aus der Streckung in die Beugung nach aussen gedreht wird. Die beiden Seitenbänder, die bei der Beugung schlaff werden, sind an den dem Mittelpunkte der Spirale entsprechenden Punkten der beiden Kondylen einerseits, andrerseits das äussere am Capitulum fibulae, das innere am Condylus internus tibiae inserirt und werden, wenn der Oberschenkel aus der Beugestellung in die Streckstellung übergeht, da immer grössere Radienvektoren in das Gelenk hineingepresst werden, immer stärker gespannt, bis sie bei der höchsten Streckstellung des Oberschenkels das Maximum ihrer Spannung erreicht haben. In diesem Stadium ist eine Drehung im Kniegelenk unmöglich, da sie durch die Spannung der Seitenbänder verhindert wird. Daher kann eine Drehung nur bei gebeugtem Knie eintreten, und zwar wird sie vom Unterschenkel ausgeführt, indem der äussere Condylus um den inneren rotirt; die Kreuzbänder sind hierbei insofern thätig, als sie den Oberschenkel auch während der Beugung auf der Tibia zu rollen zwingen. Ferner wirkt das vordere Kreuzband allein noch als Hemmung für die Beugung, ebenso wie das hintere Band die Streckung über 180° hemmt.

Komplizirte Stellungen und Bewegungen des Körpers.

Obgleich das Skelett sehr vielfach gegliedert ist und durch seine zahlreichen Gelenkverbindungen eine grosse Beweglichkeit besitzt, so vermag es doch gewisse Gleichgewichtsstellungen einzunehmen, die es erst auf Einwirkung einer neuen Kraft verlässt, um komplizirte Bewegungen auszuführen, bei denen eine fortwährende Verschiebung einzelner Skeletttheile gegen einander stattfindet. Diese Verrichtungen können aber nur unter der einen Bedingung vor sich gehen, dass der Schwerpunkt des Skelettes resp. des Körpers jedesmal unterstützt ist und, wenn er, wie bei der Bewegung, fortwährend verschoben wird, stets von Neuem unterstützt werden kann.

Stehen.

Unter Stehen versteht man die Haltung des ganzen Körpers, bei welcher sein Schwerpunkt durch die von den Füssen begrenzte Bodenfläche unterstützt ist, d. h. das Loth aus dem Schwerpunkt in die Unterstützungsebene fällt. Solcher Haltungen giebt es eine grössere Zahl; hier soll nur die des aufrechten Stehens betrachtet werden, bei welchem der Körper mit möglichst wenig Muskelanstrengung bei gestreckten Schenkeln allein durch die beiden den Boden berührenden Fusssohlen getragen wird. Bei dieser Haltung stehen die Füsse mit den Fersen an einander und bilden, während die Fussspitzen nach auswärts gerichtet sind, mit einander einen Winkel von 50°; in beiden Fussgelenken senkrecht stehen parallel zu einander die Unterschenkel, denen sich in der Verlängerung die Oberschenkel anschliessen, die, während das Kniegelenk in höchster Streckung sich befindet, im Hüftgelenke etwas nach aussen rotirt sind. Das Becken mit dem Rumpf ist nach hinten übergeneigt. Auf der Wirbelsäule balancirt der Kopf mit der Gesichtsfläche gerade nach vorn gerichtet, die Arme hängen senkrecht am Rumpfe herab. Jede Veränderung der gegenseitigen Lage der Glieder verändert die Lage des Schwerpunktes und verlangt für jeden Fall auch eine Korrektur der Unterstützung durch Muskelthätigkeit. Wäre das ganze Skelett eine starre Säule, so wäre nur der Schwerpunkt des ganzen Körpers zu ermitteln und zu untersuchen, in wie weit derselbe bei jener Haltung unterstützt ist. Da das Skelett aber vielfach durch Gelenke gegliedert ist, so tritt noch die Untersuchung hinzu, durch welche Mittel die beweglichen Theile festgestellt resp. die Gelenke gesteift werden.

Die Gelenke, deren Untersuchung in dem angeführten Sinne ausgeführt werden soll, sind die Gelenke zwischen Kopf und Halswirbeln, die Wirbelsäule, die Hüft-, Knie-, Fuss- und Sprunggelenke, während in den übrigen Gelenken nur Skeletttheile aufgehängt sind.

1) Gelenke zwischen Kopf und Halswirbeln. Die Gelenkflächen zwischen Hinterhaupt und Atlas sind von vorn nach hinten und von rechts nach links gekrümmt, gestatten demnach eine Bewegung nach zwei Richtungen: die Beugung des Kopfes nach vorn um eine von rechts nach links gehende Axe und die seitliche Beugung um eine von vorn nach hinten gerichtete Axe. Die Bewegung um die senkrechte Axe kann nur in beschränktem Maase stattfinden, wenn der Kopf gegen die Brust geneigt ist. Gehemmt werden diese Bewegungen durch das Lig. obturatorium anterius et posterius und den Apparatus ligamentosus. Die ausgiebigste Drehung macht der Kopf gemeinschaftlich mit dem Atlas und dem Zahnfortsatz des zweiten Halswirbels um eine senkrechte Drehungsaxe. Der sagittale Durchschnitt durch die Process. obliqui des Atlas und

Epistropheus zeigt zwei sich berührende konvexe Flächen, die, wenn der Kopf am höchsten steht, auf ihren Konvexitäten ruhen, um bei der Drehung herunterzusteigen, sodass eine Schraubenbewegung entsteht, eine Einrichtung, durch welche nach Henke die Zerrung des Rückenmarks bei der Drehung vermieden wird. Da die Schwerlinie des Kopfes (d. i. die Senkrechte aus dem Schwerpunkte) nicht die Unterstützungsebene des Kopfes, welche durch die Verbindungslinie der Gelenkflächen des Atlas gelegt zu denken ist, trifft, sondern vor dieselbe fällt, so müsste, wie das im Schlaf geschieht, der Kopf nach vorn überfallen, was aber durch die Thätigkeit der Nacken- und Halsmuskeln verhindert wird.

2) Die Wirbelsäule stellt einen vielfach gegliederten, elastischen Stab von grosser Festigkeit und geringer Beweglichkeit dar, Eigenschaften, welche die Wirbelsäule der Verbindung der Wirbel als Symphysen zu verdanken hat. Ihre Beweglichkeit wird durch die Gelenkverbindungen noch weiter beschränkt. Da diese letzteren aber vom Lendentheil aufsteigend, wo die beiden zusammengehörigen Gelenkflächen fast vertikal gegen einander stehen, sich immer mehr horizontal stellen, so muss die Beweglichkeit der einzelnen Wirbel gegen einander vom Lenden- zum Halstheil fortwährend zunehmen. Doch kann die Wirbelsäule, trotz der geringen Beweglichkeit ihrer 24 Einzelglieder, als Ganzes bedeutende Beugungen dadurch ausführen, dass sich die geringen Einzelbewegungen summiren. Einen wesentlichen Dienst leisten die elastischen Zwischenscheiben der Wirbel dem Körper dadurch, dass sie jeden Stoss, den die Wirbelsäule von unten her erleidet, z. B. beim Sprung, bei seiner Fortpflanzung nach dem Gehirn abschwächen, worin sie durch die weitere Einrichtung der Wirbelsäule, welche nicht gerade, sondern mehrfach nach hinten gekrümmt ist (Brust- und Beckentheil), offenbar unterstützt werden müssen.

3) Das Hüftgelenk. In demselben ist das Gewicht von Rumpf, Kopf und Armen zu unterstützen, deren gemeinsamer Schwerpunkt nach Weber an der Vorderfläche des zehnten Rückenwirbelkörpers gelegen ist. Seine Schwerlinie fällt demnach hinter die Verbindungslinie der beiden Hüftbeingelenke; aber das Hintenüberfallen des Rumpfes, der beim Stehen immer nach hinten übergelehnt ist, wird durch das Lig. superius (ileofemorale) verhindert, das in dieser Funktion durch das Lig. ileo-tibiale (äusseres Blatt der Fascia lata) unterstüzt wird. Das seitliche Ueberfallen des Rumpfes, welchem eine Abduktion des Oberschenkels vorausgehen muss, hindert das Lig. teres (s. oben), besonders wenn es, wie beim Auswärtsstehen, gespannt wird.

4) Das Kniegelenk, in welchem Kopf, Rumpf, Arme und Oberschenkel zu unterstützen sind. Der Schwerpunkt dieser Theile liegt dem vorigen sehr nahe, die Schwerlinie fällt eben in den hinteren Rand des

Kniegelenks. Das Hintenüberschlagen wird durch die Spannung des Lig. ileo-tibiale verhindert, an welchem der Rumpf am Kniegelenk in ähnlicher Weise aufgehängt ist, wie im Hüftgelenk am Lig. superius; dieses letztere unterstützt die Steifung im Knie dadurch, dass es jener der Beugung nothwendig voraufgehenden Drehung des Oberschenkels nach aussen bei festgestelltem Unterschenkel entgegenwirkt. Die Vermeidung des seitlichen Falles und der Drehung im Knie s. oben.

5) Das Sprunggelenk hat den ganzen Körper, dessen Schwerpunkt im Promontorium liegt, zu unterstützen. Die Schwerlinie des Körpers fällt aber vor dasselbe, sodass er nach vorn überzufallen droht. Diese Beugung im Fussgelenke ist aber nur ausführbar bei gleichzeitiger Beugung im Kniegelenk, welches jedoch in der oben angegebenen Weise festgestellt ist, sodass, so lange jene Feststellung vorhanden ist (durch die Lig. ileotibiale und femorale) eine Beugung auch im Fussgelenke unmöglich ist. Diese Feststellung im Fussgelenk wird noch dadurch gestützt, dass das Lig. superius, das den Oberschenkel nach innen festhält, auch die mit dem Oberschenkel fest verbundene Tibia nach innen zieht, welche ihrerseits gegen die Fibula eine solche Lage erhält, dass sie beide zusammen den hinteren, schmaleren Theil der oberen Gelenkfläche des Talus gabelförmig fest einklemmen und so ebenfalls der Beugung entgegenwirken, denn bei letzterer müsste die Gabel nach vorn auf den breiteren Theil der Talusgelenkfläche vorrücken, was eben unmöglich ist, solange das Lig. superius in Funktion ist. Wahrscheinlich ist, dass auch noch eine geringe Spannung der Wadenmuskeln die Steifung im Fussgelenk unterstützt.

Der Fuss, der aus den Fussknochen besteht, die grösstentheils durch sehr straffe Gelenke mit einander verbunden sind, stellt ein Gewölbe dar, das mit drei Punkten, nämlich mit dem Capitulum ossis metatarsi primi, dem Tuber calcanei und der Tuberositas ossis metatarsi quinti, auf dem Boden aufruht, während die ganze Schwere des Körpers auf dem höchsten Punkte, dem Tuber calcanei, lastet und das Gewölbe abzuplatten sucht, ein Bestreben, das durch die starken Bänder, welche sich über die Verbindungen der Knochen spannen, verhindert wird. Tritt in krankhaften Fällen dieser Zustand der Abplattung ein, so erhält der Fuss eine Form, die man „Plattfuss“ nennt.

Gehen.

Das natürliche Gehen besteht darin, dass der Rumpf durch die abwechselnde Thätigkeit beider Beine mit möglichst geringer Muskelanstrengung in horizontaler Richtung vorwärts geschoben wird. Die Kräfte, welche hierbei thätig werden, sind: 1) die Streckkraft des an den Boden gestemmten Beines, die den Rumpf nach vorwärts zu schieben bestrebt

ist und 2) die Schwere, die ihn lothrecht nach unten zieht. Die alternirende Thätigkeit der Beine geht so vor sich, dass, während das eine Bein den Rumpf trägt und seinen Schwerpunkt unterstützt, „Stützbein“, das andere Bein, das frei schwebt und nach den Pendelgesetzen schwingt, „Hangbein“, den Rumpf nach vorwärts bewegt. Weber nannte den ersten Zeitraum, in welchem das Stützbein thätig ist, die aktive Phase. Die aktive Phase beginnt damit, dass das Stützbein etwas nach vorn gestellt wird, wodurch die Schwerlinie des Körpers hinter das Fussgelenk fällt. Um nun nicht zurückzufallen, verlängert sich das Hangbein, das sich am Boden anstemmt, durch Streckung in den Gelenken allmälig und schiebt so den Schwerpunkt des Rumpfes über das Fussgelenk des Stützbeines. Dieses letztere wird während dieser Zeit im Knie gebeugt, sodass der Rumpf ein wenig gesenkt wird und vollständig auf dem gebeugten Beine ruht. Das Hangbein hat mittlerweile durch Abwickeln der Fusssohle vom Boden seine grösste Länge erreicht, berührt nur noch mit dem Ballen (Metatarsusköpfchen) den Boden und ertheilt, sich vom Boden abstossend und zum Pendeln in die Luft erhebend, dem Körper die nöthige Propulsivkraft, wobei der Körper wieder gehoben wird. Ist die Schwingung des Hangbeines beendet, so wird es seinerseits wieder zum Stützbein, und das bisherige Stützbein übernimmt die Rolle des Hangbeines. Von dem Augenblick, wo das Stützbein seine aktive Phase begonnen hat, bis zu dem Moment, wo das Hangbein auf den Boden aufgesetzt wird, ist ein Schritt vollendet. Die Schwingung des Hangbeines geschieht ohne Muskelthätigkeit ausschliesslich unter dem Einfluss der Schwere nach den Pendelgesetzen, was Weber unter Anderem dadurch bewiesen hat, dass nach seinen Messungen die Schwingungszeit am lebenden und todten Beine vollständig übereinstimmt.

Die Geschwindigkeit des Ganges muss demnach abhängen: 1) von der Schrittlänge; 2) von der Schrittdauer; sie ist der ersteren direkt, der letzteren umgekehrt proportional. Als Schrittlänge bezeichnet man die Entfernung, in welcher sich beim Gehen die Spitze der Fussohle des einen Fusses von der Ferse des anderen Fusses befindet. Sie ist abhängig von der Länge der sich abwickelnden Sohle und der Lage des Beines und kann noch vergrössert werden, wenn die Schenkelköpfe durch Senkung des Beckens möglichst niedrig getragen werden. Die Schrittdauer ist bestimmt durch die Schwingungszeit des pendelnden Beines, die um so kürzer wird, je kürzer das schwingende Bein ist. Die Geschwindigkeit ist am grössten bei grösster Schrittlänge und kürzester Schrittdauer. Im Allgemeinen werden demnach Personen mit langen Beinen grössere Schritte machen, als Personen mit kurzen Beinen, welche jenen Vortheil durch eine grössere Anzahl von Schritten zu kompensiren suchen.

Laufen.

Das Laufen unterscheidet sich vom Gehen dadurch, dass die Zeit, während welcher beide Beine sich gleichzeitig auf dem Boden befinden, gleich Null geworden ist, sodass der Körper also einen Moment in der Luft schwebt. Hierfür wird dem Körper soviel Schwungkraft mitgeiheilt, dass er so lange in der Luft erhalten werden kann, bis er die Beine wieder aufsetzt.

Beim Stehen der Vierfüssler wird der Schwerpunkt des Körpers, welcher vor die Mitte des Rumpfes fällt, durch vier Säulen, die vier Beine, gestützt. Da die Säulen aber nicht starr, sondern in Gelenken beweglich sind, so muss eine Kraft eintreten, welche jene Steifung besorgt; das sind zum Theil entsprechende Bänder, zum Theil aber Muskelkräfte. Die Ortsveränderungen werden durch die Thätigkeit der Beine bewirkt, indem letztere durch Muskelkraft alternirend gestreckt und gebeugt werden, und zwar sind es namentlich die Hinterbeine, welche für die Vorwärtsbewegung thätig sind, während die Vorderbeine mehr zum Stützen dienen. Hierbei sind regelmässig die diagonalen Beine nach einander thätig, also z. B. linkes Vorderbein, rechtes Hinterbein, rechtes Vorderbein, linkes Hinterbein.

II. Stimme und Sprache.[1]

Wenn der Exspirationsstrom durch die Luftröhre, den Kehlkopf, die Rachen-, Mund- und Nasenhöhle streicht, so entstehen Klänge und Geräusche; die ersteren nennt man die Stimme; beide zusammen bilden die Sprache.

1. Die Stimme.

Die Stimme wird im Kehlkopfe durch die intermittirenden Luftstösse erzeugt, welche durch die von den Stimmbändern begrenzte Oeffnung (Stimmritze) während der einzelnen Schwingungen hervorbrechen. Die Schwingungen dieser Bänder werden ihrerseits durch den Luftstrom bewirkt, den die Lungen bei der Exspiration durch die Stimmritze hindurchtreiben. Der Kehlkopf stellt ein musikalisches Instrument, sehr ähnlich den Zungenwerken, dar, an dem die Lungen den Blasebalg (der Orgel), die Luftröhre das Windrohr, sowie Rachen-, Mund- und Nasenhöhle das Ansatzrohr vorstellen.

Tonbildung im Allgemeinen. Ein Ton entsteht im Allgemeinen durch pendelartige Schwingungen elastischer Körper, wie z. B. durch die Schwingungen einer Stimmgabel. Dagegen werden die Töne der Instrumente nicht durch einfache pendelartige Schwingungen, sondern durch komplizirte, regelmässige Schwingungen hervorgerufen, die man nicht mehr als Töne, sondern als Klänge bezeichnet (Helmholtz [2]). Alle komplizirten, regelmässigen Schwingungen lassen sich aber

[1] Vgl. Grützner. Stimme u. Sprache. Hermann's Handbuch d. Physiologie Bd. II. Th. 2. 1879.

[2] Helmholtz. Die Lehre von den Tonempfindungen etc. 1863. Vierte Auflage 1877.

nach FOURIER's Lehrsatz in eine Reihe pendelartiger Schwingungen zerlegen, deren Schwingungszahlen sich wie 1 : 2 : 3 u. s. f. verhalten. Ein Klang ist demnach eine Kombination von Tönen, die man Partialtöne nennt, oder man nennt den Ton von geringster Schwingungszahl den Grundton gegenüber den anderen Tönen, seinen Obertönen, welche stets ein vielfaches Ganzes ihres Grundtones darstellen, sodass ein Klang, dessen Grundton die Schwingungszahl n besitzt, Obertöne von der Schwingungszahl 2 n, 3 n u. s. f. enthält. Die Klangfarbe, das Timbre, eines Instrumentes beruht auf der Anwesenheit von verschiedenen und verschieden starken Obertönen, welche den Grundton begleiten. Die Töne unterscheiden sich demnach nur durch ihre Höhe, die Klänge, deren Höhe durch die ihres Grundtones gegeben ist, durch ihre Klangfarbe.

Die Zerlegung eines „Klanges" in seine Partialtöne geschieht nach HELMHOLTZ mit Hülfe von Resonatoren, Hohlkugeln von Glas oder Messing mit zwei Oeffnungen, deren eine scharf abgeschnittene Ränder hat, während die andere trichterförmig so geformt ist, dass sie in den äusseren Gehörgang hineingeschoben werden kann. Ertönt ein Klang, in dem ein Partialton von der Schwingungszahl enthalten ist, die dem Resonator entspricht, so hört man einen verstärkten Ton, sonst nicht. Ebenso können einzelne Töne durch gleichzeitiges Streichen entsprechend abgestimmter Stimmgabeln zu Klängen kombinirt werden.

Der Kehlkopf.

Der Kehlkopf besteht aus einem Knorpelgerüst, in welchem die wahren Stimmbänder so aufgehängt sind, dass sie mit Hülfe einer Reihe von Muskeln, deren Thätigkeit die Stellung der Knorpeln in zweckentsprechender Weise verändern kann, in verschiedene Spannung versetzt werden können. Das Knorpelgerüst besteht aus vier Knorpeln, der Cartilago thyreoidea (Spannknorpel), der Cart. cricoidea (Grundknorpel) und den beiden Cartil. arytaenoideae (Stellknorpel) (C. LUDWIG). Die beiden kleinen Hörner des Spannknorpels, der auf der vorderen Umfassung des Grundknorpels steht, sind mit letzterem durch Gelenke verbunden, in denen sie eine Bewegung ausführen können, die durch die beiden Hörner verläuft, also um eine Queraxe, sodass der obere Theil des Spannknorpels nach vorn und unten gezogen wird. Die Stellknorpel sind dreiseitig pyramidenförmig und stehen mit ihrer Basis auf dem hinteren Umfange des Grundknorpels, seiner Siegelplatte so auf, dass eine Fläche der Pyramide nach innen, die zweite nach hinten und die dritte nach vorn und aussen sieht, während eine Kante gerade aus nach vorn, die zweite nach hinten und ein wenig nach innen, die dritte nach aussen gerichtet ist. An dem Fusse der vorderen Kante befindet sich der Processus vocalis, an dem der nach aussen gerichteten Kante der Proc. muscularis. Die Verbindung zwischen dem Stell- und Grundknorpel bildet ebenfalls ein Gelenk, in welchem der Stellknorpel rotirende Bewegungen um seine vertikale Axe so ausführen kann, dass Stimm- und Muskelfortsatz sich der Mittellinie nähern oder entfernt werden.

Die beiden Stimmbänder, wesentlich aus elastischem Gewebe bestehend, sind nun so ausgespannt, dass sie aus dem Winkel des Spannknorpels, in dem sie befestigt sind, in gerader Linie rückwärts verlaufend beiderseits sich an den Stimmfortsatz der Stellknorpel ansetzen. Da die hintere Fläche der Stellknorpel von einer Membran bekleidet ist, so entsteht ein von den beiden Stimmbändern und den inneren Flächen der Stellknorpel umschlossener, längsovaler Raum, die Stimmritze (Glottis), deren zwischen den Bändern gelegenen Abschnitt man als Glottis vocalis, den zwischen den Knorpeln gelegenen als Glottis respiratoria bezeichnet.

Die Muskeln, durch deren Thätigkeit die Spannung der Stimmbänder verändert werden kann, sind folgende: 1) der Spanner des Stimmbandes, der m. cricothyreoideus, der vom vorderen Umfang des Grundknorpels schief nach oben und aussen zum Spannknorpel zieht; wenn er sich kontrahirt (bei feststehendem Grundknorpel), so wird durch die oben bezeichnete Bewegung des Spannknorpels der vordere Insertionspunkt des Stimmbandes von seinem andern Insertionspunkte entfernt und das Band dadurch gespannt; 2) der Entspanner des Stimmbandes und Antagonist des vorigen ist der M. thyreoarytaenoideus, welcher im Stimmbande selbst verläuft, dieselben Insertionen besitzt und durch seine Zusammenziehung die beiden Insertionspunkte einander nähert, indem der obere Theil des Spannknorpels nach rückwärts gezogen wird, sodass das Band sich verkürzt und erschlafft; 3) die Mm. arytaenoidei transversi und obliqui; die ersteren liegen auf der hinteren Fläche der Stellknorpel und laufen quer von der einen äusseren Kante hinüber zu der anderen; wenn sie sich zusammenziehen, so werden die Stellknorpel einander genähert. Dieselbe Wirkung haben die Mm. obliqui, welche auf den vorigen liegen und von dem unteren Winkel des einen Knorpels zu dem oberen des anderen verlaufen und so ein liegendes Kreuz darstellen; 4) der Erweiterer der Stimmritze ist der M. cricoarytaenoideus posticus, welcher von dem hinteren Umfang der Siegelplatte des Grundknorpels entspringt, etwas schief von innen und unten nach aussen und oben verlaufend sich am Proc. muscularis des Stellknorpels festsetzt; durch die Thätigkeit desselben rotirt der Stellknorpel um seine vertikale Axe nach aussen, sodass die Stimmfortsätze von einander entfernt werden und die Stimmritze sich erweitert; 5) der Verengerer der Stimmritze, der Antagonist des vorigen, M. cricoarytaenoideus lateralis, entspringt von dem seitlichen Umfang des Grundknorpels und zieht von aussen nach hinten und oben, um sich an den Muskelfortsatz anzusetzen; wenn er sich kontrahirt, so rotirt er den Stellknorpel um seine vertikale Axe nach innen, nähert die Stimmfortsätze einander und verengert damit die Stimmritze.

Die Innervation der angeführten Kehlkopfmuskeln geschieht durch den N.

recurrens N. vagi, nur der cricothyreoideus wird vom N. laryngeus superior N. vagi versorgt bei Menschen, Hunden, Katzen und Kaninchen.

Die Innenfläche des Kehlkopfes ist mit einer flimmernden Schleimhaut ausgekleidet, mit Ausnahme der wahren Stimmbänder, die ein Pflasterepithel besitzen. Parallel über den wahren Stimmbändern verlaufen zwei Schleimhautfalten, die falschen Stimmbänder, die nur ihrer Aehnlichkeit mit den wahren Stimmbändern diesen Namen zu verdanken haben, ohne aber bei der Stimmbildung irgendwie betheiligt zu sein. Zwischen ihnen und den wahren Stimmbändern liegen die Ventriculi Morgagni, welche bei den Brüllaffen hoch entwickelt zu vollständigen Taschen werden.

Die Stimmbildung.

Die Stimme wird allein durch die intermittirenden Luftstösse erzeugt, welche bei den Schwingungen der wahren Stimmbänder entstehen, denn man kann an einem ausgeschnittenen Kehlkopf nach Joh. Müller alle anderen Theile wegschneiden, ohne damit (bei Anwesenheit der übrigen Bedingungen [s. unten]) die Stimmbildung aufzuheben. Andrerseits beobachtet man bei Menschen, deren wahre Stimmbänder bei Verschwärungen defekt oder durch Neubildungen schwingungsunfähig geworden sind, vollkommene Unfähigkeit zur Stimmbildung. Für die Entstehung der Stimme müssen folgende Bedingungen erfüllt sein: 1) die freien Ränder der Stimmbänder müssen einander so weit genähert werden, dass sie sich fast berühren, und dass aus der beim ruhigen Athmen rautenförmigen Stimmritze ein feiner Spalt entsteht; zugleich müssen die Stimmbänder in einem gewissen Grade gespannt sein. Ist der Eintritt der Verengerung nicht möglich, so tritt keine Stimmbildung, sondern ein blasendes Geräusch ein (Joh. Müller). So kann man auch durch den Kehlkopfspiegel (Garcia-Czermak) am Menschen beobachten, dass die Stimmritze bei der Stimmbildung auf einen feinen Spalt verengert wird. Diese Verengerung der Stimmritze geschieht durch die Mm. crico-arytaenoideus lateralis; 2) die Stimmbänder müssen durch einen kräftigen Exspirationsstrom angeblasen werden, durch welchen die enge Stimmritze eröffnet wird und die Stimmbänder in Schwingungen gerathen. Da der gewöhnliche Exspirationsstom hierzu nicht ausreicht, so findet auch bei der einfachen Exspiration eine Stimmbildung nicht statt. Befindet sich in der Luftröhre irgend eine Oeffnung, durch die der Luftstrom, bevor er den Kehlkopf erreicht hat, austreten kann, so findet ebensowenig eine Stimmbildung statt; 3) die Stimmbänder müssen vollkommen elastisch sein und ungehindert, z. B. frei von Schleim, schwingen können.

Die Höhe des Tones im Kehlkopf hängt ab: a) von der Länge der Stimmbänder; vergleichende Messungen zwischen den Stimmbändern männlicher und weiblicher Kehlköpfe haben ergeben, dass sich ihre

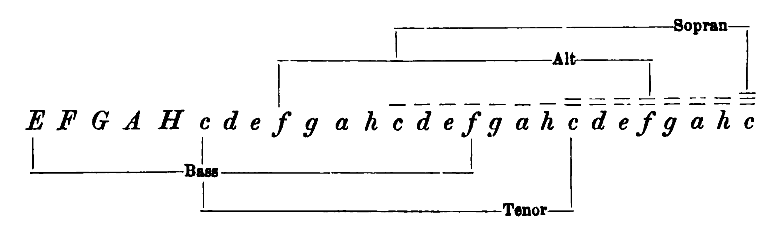
Längen verhalten wie 3:2, daher ist die Stimme der Männer tiefer, als die der Frauen; unter den Männern haben wieder die Tenöre die kürzeren Stimmbänder. Die kürzesten Stimmbänder haben die Kinder, bei denen sie mit den Jahren länger werden, um bei den Knaben mit dem Eintritt der Pubertät während des „Mutirens" schnell zu wachsen, sodass sie Männerstimmen bekommen, während bei den Mädchen diese Veränderung während der Pubertät nicht stattzufinden scheint, denn Kinder und Frauen haben Sopran- und Altstimmen; b) von der Spannung der Stimmbänder: je stärker das Stimmband angespannt wird, um so höher tönt die Stimme. Diese Spannung wird durch die Kontraktion des M. crico-thyreoideus erzeugt (s. oben). Um von tieferen Tönen zu höheren überzugehen, dient, wie Garcia mit dem Kehlkopfspiegel beobachtet hat, ein anderes Mittel, nämlich die willkürliche Verkürzung der Stimmbänder, indem die Proc. vocales so stark aneinandergedrängt werden, dass der hintere Theil der Stimmbänder schwingungsunfähig wird; c) von der Stärke des Anblasens; es werden daher hohe Töne gewöhnlich auch forte gesungen.

Unabhängig dagegen ist die Tonhöhe davon: a) ob die Stimmritze etwas mehr oder weniger eng ist, doch spricht der Ton bei enger Stimmritze leichter an; b) von dem Wind- und Ansatzrohr.

Im Allgemeinen würde man erwarten, dass hohe Töne nur forte, tiefe nur piano gesungen werden könnten; die Erfahrung aber lehrt, dass auch das Umgekehrte stattfinden kann; es tritt für diesen Fall eine Kompensation der Kräfte am Kehlkopf zwischen der Stärke des Luftstosses und der Grösse der Spannung der Bänder resp. der Muskelkontraktion derart ein, dass, wenn ein Ton allmälig stärker oder schwächer gesungen werden soll, auch die Muskelkontraktion allmälig steigt oder abnimmt.

Methoden zur Beobachtung der Stimmbildung. 1) Nach Joh. Müller werden Kehlköpfe aus Menschenleichen zweckentsprechend hergerichtet: der ausgeschnittene Kehlkopf wird mit seiner hinteren Wand auf einem Brettchen, und an den Winkel des Kehlkopfes, Adamsapfel, eine Wagschale befestigt, durch deren Belastung man die Spannung der Bänder hervorruft; dann wird der Kehlkopf von der Trachea aus durch ein eingebundenes Glasrohr mit dem Munde oder mit einem Blasebalg angeblasen. 2) Mit Hülfe des Kehlkopfspiegels von Garcia, Czermak und Türk: ein grösserer runder in der Mitte durchbohrter Planspiegel von Metall wirft das Licht einer nebenstehenden Lichtquelle in den weitgeöffneten Rachen der Versuchsperson. Der Beobachter führt ein kleines, rundes Spiegelchen, von Metall oder besser Glas (weil lichtstärker), in den Rachen der Person (erwärmt, damit es nicht beschlägt) so weit ein, dass es über den Kehlkopf zu stehen kommt, welcher sich in dem hellerleuchteten Spiegelchen spiegelt und von dem Beobachter durch die Bohrung des Beleuchtungsspiegels gesehen werden kann. 3) Bei lebenden Thieren (Hunden und Katzen) nach Longet und Schiff, durch weites Aufsperren des Rachens, Herausziehen der Zunge oder Trennung der Membrana hyo-thyreoidea und direkte Betrachtung des Kehlkopfes; in neuerer Zeit mit dem Kehlkopfspiegel an lebenden Hunden, Katzen und Kaninchen (Schech, G. Schmidt, Steiner).

Die menschliche Stimme umfasst $3^1/_2$ Oktaven, von denen das einzelne Individuum 1—2 und $2^1/_2$ Oktaven zu singen vermag. Die verschiedenen Stimmen theilen sich in diesen Umfang in folgender Weise:



Man unterscheidet bei der menschlichen Stimme zwei Register von Tönen, die Brusttöne und die Falset- oder Kopftöne. Die Brusttöne sind von vollem, starkem Klange, die Falsettöne sind weich und flötenartig. Ein und derselbe Kehlkopf vermag nicht dieselben Töne bald mit Brust, bald mit Falset zu singen, sondern es werden gewöhnlich die hohen Töne mit Falset, die mittleren und tieferen Töne mit Bruststimme gesungen. Bei der Erzeugung des Falsettones soll die Stimmritze weiter sein, als bei der Bruststimme, und der Falsetton soll dadurch hervorgebracht werden, dass die Stimmbänder, wenn auch in ihrer vollen Breite, wie bei den Brusttönen, doch nicht als ganze Massen schwingen, vielmehr so, dass sich den freien Rändern parallele Schwingungsknoten bilden (Oertel).

Wind- und Ansatzrohr des Kehlkopfes haben auf die Höhe der Stimme keinen Einfluss (s. oben), sie können den Ton nur durch Resonanz verstärken. Bei der Bruststimme findet diese Resonanz wesentlich im Windrohr statt: die auf die Brustwand aufgelegte Hand fühlt ein Erzittern derselben, daher ihr Name „Bruststimme"; bei der Erzeugung der Fisteltöne findet die Resonanz im Ansatzrohr statt, daher auch ihr Name „Kopfstimme". In den Sinus Morgagni soll ebenfalls eine Resonanz stattfinden, und die weithin tönende Stimme der Brüllaffen auf ihre grosstaschigen Sinus zurückzuführen sein.

2. Die Sprache.

Die Sprache entsteht nicht, wie die Stimme, im Kehlkopf, sondern oberhalb desselben in dem Ansatzrohre, in der Rachen- und Mundhöhle. Die hier entstehenden Töne und Geräusche bilden die Flüstersprache; sind sie von den Klängen der Stimme begleitet, so entsteht die gewöhnliche laute Sprache.

Die Sprache setzt sich aus Sprachelementen, den Lauten, zusammen, welche man als Vokale und Konsonanten unterscheidet. Die Vokale sind Klänge, die Konsonanten sind Geräusche.

a) Die Vokale.

Physikalische Analyse und Synthese der Vokale. Die Vokale sind *A*, *E*, *I*, *O*, *U*. Diese liess HELMHOLTZ von einer Person auf einen Grundton singen und ermittelte mit Hülfe seiner Resonatoren, dass die Vokale Klänge sind, die sich nur durch die in ihnen enthaltenen Partial- oder Obertöne unterscheiden, also nichts anderes als Klangverschiedenheiten darstellen. Die Richtigkeit dieser Analyse liess sich unter anderem dadurch beweisen, dass er durch Stimmgabeln die einzelnen Vokale aus jenen Partialtönen künstlich, durch Synthese, zusammensetzen konnte, indem er diese Stimmgabeln elektromagnetisch in Schwingungen versetzte, so dass sie ihrerseits entsprechend abgestimmte Resonatoren zum Misstönen veranlassten.

Die in Schwingungen versetzte Stimmgabel von dem Tone *b* liess nur ein leises Summen hören; wurde aber der auf *b* abgestimmte Resonator in den Bereich der Stimmgabelschwingung gebracht, so gab *b* den Vokal *U*; *b* von b_1 (die kleinen Zahlen bedeuten die Oktave) stark, von f_2 schwacher begleitet giebt den Vokal *O*; *b* von b_1 und f_2 mässig stark, von f_1 stärker, von f_3, as_3 und b_3 am stärksten begleitet giebt den Vokal *E*; der Vokal *I* liess sich nicht darstellen, weil seine sehr hohen Obertöne durch Stimmgabeln nicht zu erreichen waren.

Physiologische Analyse der Vokale. Die physiologische Analyse der Vokale hat festzustellen, auf welche Weise in der Rachen- und Mundhöhle jene Klangverschiedenheiten erzeugt werden. Auf HELMHOLTZ's Synthese fussend ergiebt sich, dass jener Resonator der menschlichen Rachen- und Mundhöhle entspricht, deren Luftraum einen bestimmten Eigenton besitzt, welcher durch den in Schwingungen befindlichen Exspirationstrom (dort die schwingenden Stimmgabeln) zum Mittönen gebracht wird. Wäre unser Ansatzrohr von unveränderlicher Form, so würde die Tonbildung in demselben eine sehr beschränkte sein. In der That aber kann es willkürlich in sehr verschiedene Formen gebracht und der tönende Luftraum dadurch so verändert werden, dass die Möglichkeit einer so reichhaltigen Klangbildung gegeben ist.

Bei der Bildung des *O* und *U* nimmt, wie frühere Beobachtungen von WILLIS, DONDERS und BRÜCKE gelehrt haben, die Mundhöhle die Gestalt einer Flasche ohne Hals an, deren Oeffnung vorn der Mund ist; der Ton einer solchen Flasche ist um so tiefer, je enger die Oeffnung ist. HELMHOLTZ fand, dass bei der *U*-Stellung des Mundes der Eigenton der Mundhöhle *f*, bei der *O*-Stellung b_1 ist. Bei der Bildung von *A* nimmt die Mundhöhle eine gleichförmig trichterartig erweiterte Gestalt an, der Eigenton der Mundhöhle ist b_2. Bei *E* und *I* bildet die Mundhöhle eine Flasche mit langem, engem Halse, den Bauch bildet der Schlund, den Hals der enge Kanal zwischen Zunge und Gaumen; solche Flaschen haben zwei Grundtöne, den des Bauches und des Halses für

sich, dem entsprechend hat auch die Mundhöhle zwei Eigentöne, bei *E* die Töne f_1 und b_3, bei *I* *f* und d_4.

Die Formveränderung der Mundhöhle bei der Bildung der Vokale wird erreicht: a) durch die Absperrung der Nasenhöhle mittelst Erhebung des Gaumensegels; ist der Verschluss nicht vorhanden, so werden die Laute „nasal", indem auch die Luft der Nasenhöhle in Schwingungen geräth; am wenigsten wird das Gaumensegel beim *A*, am meisten beim *I* und *U* angezogen, was seinen Grund darin hat, dass, wenn die Luft, wie das bei der Bildung des *A* der Fall ist, frei aus der Mundhöhle ausfliessen kann, der Verschluss gegen die Nasenhöhle nur ein loser zu sein braucht und umgekehrt; b) durch gewisse Lageveränderungen der die Mund- und Rachenhöhle zusammensetzenden und erfüllenden Theile. Beim *U* wird der Kehlkopf stark herabgezogen, die Mundöffnung nach vorn geschoben und durch Zusammenziehung der Lippen zu einer runden Oeffnung verengt; das *U* geht in *O* über, wenn die runde Mundöffnung etwas weniger verengt wird; für beide Vokale entsteht so die Gestalt der Flasche ohne Hals; beim *A* ist der Kehlkopf ein wenig erhoben, die Zunge legt sich auf den Boden der Mundhöhle, und der Mund ist weit geöffnet, so dass die Trichterform entsteht; beim *E* und *I* wird der hintere Theil der Mundhöhle durch Emporhebung des Kehlkopfes und Einziehen der Zungenwurzel erweitert und so der Bauch der Flasche erzeugt, während der lange Hals durch Erhebung des vorderen Theiles des Zungenrückens gegen den harten Gaumen entsteht.

Bei der lauten Sprache entstehen demnach die einzelnen Vokale dadurch, dass gewisse Obertöne der lauten Stimme durch den Eigenton des Ansatzrohres (Rachen- und Mundhöhle) der durch die willkürliche Formveränderung des Ansatzrohres verändert wird, verstärkt werden.

Bei der Flüstersprache entstehen die Vokale in derselben Weise dadurch, dass gewisse Töne der Flüsterstimme, welche ein Reibungsgeräusch darstellt, das der Exspirationsstrom durch Reibung an den Stimmbändern der etwas weiten Stimmritze erzeugt, ebenso durch den Eigenton des Ansatzrohres verstärkt werden.

Die Diphthongen entstehen dadurch, dass man die für die Bildung eines Vokales nöthige Mundform in eine für den zweiten Vokal nöthige Form übergehen lässt; so z. B. wenn man die für *A* nöthige Mundform in *U* übergehen macht, entsteht *AU* u. s. w.

b) Die Konsonanten.

Die Konsonanten sind Geräusche, welche im Ansatzrohre des Kehlkopfes dadurch entstehen, dass der Exspirationsstrom, wenn er den Rachen- und Mundkanal passirt, leicht bewegliche Theile desselben, welche

Verengerungen oder Verschlüsse bilden, die er durchbrechen muss, in Schwingungen versetzt. Die Konsonanten können ebenfalls mit oder ohne Stimme gesprochen werden. Nach Brücke unterscheidet man die Konsonanten je nach dem Orte, an dem sich der Verschluss oder die Verengerung bildet, in drei Gruppen, nämlich:

1) Die Lippenlaute *p*, *b*, *f*, *v*, *w*; der Verschluss oder die enge Mündung wird durch das Zusammenwirken beider Lippen oder dieser mit Hülfe einer der beiden Zahnreihen gebildet; *p* und *b* werden durch ein plötzliches Oeffnen oder Schliessen der vorher geschlossenen oder geöffneten Lippen (z. B. in *pa* und *ap*), während der Exspirationsstrom gegen die Mundöffnung dringt, erzeugt; *b* kann mit einem Ton verbunden werden, *p* nicht. Bei der Bildung des *f* wird eine Lippe lose an die entgegengesetzten Schneidezähne gelegt; beim *v* bilden beide Lippen einen kleinen Spalt, durch den die Luft hindurchströmen muss; beim *w* ist die Stellung von *f* oder *v* beibehalten, gleichzeitig tönt aber die Stimme mit.

2) Die Zungenlaute *t*, *d*, *s*, *l*; den Verschluss oder die Verengerung bildet die Zunge im Verlaufe des Mundkanales an irgend einer Stelle zwischen Rachen- und Lippenthor. Das *t* entsteht dadurch, dass durch Anstemmen der Zunge gegen Schneidezähne und Gaumen dem Luftstrom ein Ausweg geöffnet oder geschlossen wird (*ta* oder *at*); *d* steht in dem gleichen Verhältniss zu *t*, wie (oben) *b* zu *p*, ersteres ist tönend, letzteres stumm. Das harte *s* entsteht, wenn, wie bei der für *t* oder *d* entsprechenden Zungenstellung eine kleine Spalte geöffnet wird, durch welche der Luftstrom entweicht; wenn gleichzeitig die Stimme mittönt, so wird das harte *s* weich; beim *l* besteht ein Verschluss, wie beim *t*, während beiderseits neben den Backzähnen die Luft durch kleine Oeffnungen streicht.

3) Die Rachen- oder Gaumenlaute *k*, *g*, *ch*, *j*, entstehen durch Verschluss oder durch Verengerung in der Gegend des Racheneinganges im Mundkanal. Das *k* wird ebenso wie *p* und *t* gebildet, nur wird der Verschluss durch den hinteren Theil der Zunge und des Gaumens erzeugt; ebenso entspricht das *g* dem *d* und *b*; *ch* entsteht als ein Reibungsgeräusch zwischen dem hinteren Theile des Gaumens und der Zunge; kommt zu der *ch*-Stellung Tongebung hinzu, so entsteht das *j*.

Das *r* kann labial, lingual und guttural gebildet werden; es entsteht, wenn die betreffende Verschlussstelle, Lippen, Zunge oder Gaumen, durch den Exspirationsstrom in schwingende Bewegung versetzt wird, ohne dass aber ein Ton entstehen kann.

Die Konsonanten *m*, *n* und *ng* können als Halbvokale bezeichnet werden, da sie, wie die Vokale, durch Resonanz erzeugt werden, nur dass bei ihrer Bildung irgendwo im Ansatzrohr ein Verschluss eintritt,

während bei den Vokalen das Ansatzrohr in seiner ganzen Länge offen ist; man bezeichnet sie auch als Resonanten.

Das *h* wird im Kehlkopf selbst erzeugt, wenn der Exspirationsstrom durch die Stimmritze, die etwas weiter, als bei der Flüsterstimme ist, mit einem schwachen Reibungsgeräusche hindurchtritt und gegen die Rachenwand, an der dasselbe noch modifizirt wird, anprallt.

Die zusammengesetzen Konsonanten entstehen, wenn im Ansatzrohr gleichzeitig zwei Stellungen eingenommen werden, deren jede der Bildung eines Konsonanten entspricht.

Ueber die Betheiligung des Kehlkopfes an der Bildung der Konsonanten hat sich Brücke unterrichtet, indem er ein kleines Stethoskop in den Raum zwischen Kehlkopf und Zungenbein aufsetzte. Um das Offensein oder den Abschluss der Nasenhöhle durch das Gaumensegel zu prüfen, bringt Czermak vor die Nase eine Kerzenflamme oder ein kleines Spiegelchen; die erstere wird durch den aus der Nase dringenden Luftstrom bewegt oder ausgelöscht, während sich der letztere durch den Luftstrom beschlägt. Die verschiedene Konfiguration der Mundhöhle bei der Bildung der Sprache ist durch Einführen des Fingers in den Mund oder vielfach bei pathologischen Fällen im Bereich der Mundhöhle beobachtet worden.

Dritter Abschnitt.

Das Nervensystem.

Erstes Kapitel.

Die Nervenfasern.

Die Nervenfasern sind Leitungsorgane, welche die an der Peripherie aufgenommenen Eindrücke nach dem Gehirn und Rückenmark leiten und andrerseits Impulse aus dem Centrum zur Peripherie zu tragen vermögen, wonach man sie als centripetalleitende und centrifugalleitende Nervenfasern unterscheidet. Welche Verrichtungen aber auch die einzelnen Nerven durch ihre Thätigkeit anzuregen vermögen, so sind ihnen allen doch gewisse Eigenschaften gemeinsam, weshalb es praktisch erscheint, die allgemeinen und speziellen Eigenschaften der Nervenfasern gesondert zu behandeln.

§ 1. **Allgemeine Nervenphysiologie.**[1]

Histologie der Nerven. Das Element, aus dem sich der Nerv zusammensetzt, ist die Nervenprimitivfaser. Dieselbe stellt im frischen Zustande, unter dem Mikroskop betrachtet, ein blassgelbes, durchscheinendes Band dar, an dem man eine Membran, das Neurilemm oder die Schwann'sche Scheide, und den homogenen Inhalt unterscheiden kann. Bei entsprechender Behandlung erkennt man, dass der Inhalt nicht homogen ist, sondern aus zwei Theilen besteht, nämlich der zähflüssigen, am Rande gelegenen Markscheide und dem in der Mitte liegenden Axenband oder Axencylinder, der vollkommen von der Markscheide umgeben ist. So lange der Nerv lebend ist, erscheint der Nerveninhalt homogen, weil Markscheide und Axencylinder gleiches Lichtbrechungsvermögen besitzen; sobald der Nerv aber stirbt, gerinnt

[1] L. Hermann. Artikel „Allgemeine Nervenphysiologie" in dessen Handbuch d. Physiologie. Leipzig 1879.

das Nervenmark (Markscheide), bekommt ein krümeliges Aussehen und unterscheidet sich deutlich vom Axencylinder. Neben diesen sog. markhaltigen oder weissen Nervenfasern kommen auch marklose Nervenfasern vor, die nur aus der SCHWANN'schen Scheide und dem Axencylinder bestehen und mehr grau erscheinen, weshalb sie auch graue oder, da sie vorwiegend in sympathischen Nerven vorkommen, sympathische Nervenfasern heissen. Im Gehirn und Rückenmark kommen Nervenfasern vor, die nur aus Mark und Axencylinder bestehen, oder selbst nackte Axencylinder.

An den markhaltigen Nervenfasern beobachtet man von Strecke zu Strecke Einschnürungen (RANVIER), an denen das Mark vollkommen fehlt; innerhalb des Bereiches zweier solcher Einschnürungen liegt ein Kern, der wahrscheinlich ein Rest der Zelle ist, aus der sich, resp. aus denen sich der Nerv entwickelt hat. Die markhaltigen Nervenfasern setzen im Wesentlichen die eigentlich sog. peripheren Nerven zusammen.

Wenn man den markhaltigen Nerven der Verdauung unterwirft, so bleibt ein nur in heisser konzentrirter Kalilauge und Schwefelsäure löslicher Rückstand, welcher seinem chemischen Charakter nach als Hornsubstanz aufzufassen ist. Derselbe bildet zwei in einander geschachtelte Hohlröhren, welche als äussere und innere Hornscheide das Nervenmark und den Axencylinder umgeben, die durch Brücken mit einander in Verbindung stehen. Diese Hornsubstanz wird Neurokeratin genannt (EWALD und KÜHNE).

Nervenendigung. Die centralen Enden der Nerven, sowie von den peripheren Endigungen die der Haut werden unten (Gehirn, Rückenmark und Sinne) betrachtet werden; es bleiben somit nur die Enden der Nerven in den Muskeln. DOYÈRE hatte zuerst in den Muskeln von Wirbellosen (bei Gliederthieren) gesehen, dass die Nervenfaser in einem auf der Muskelfaser liegenden Hügel endet; derselbe ist eine Erhebung des Sarkolemm's, in welche das Neurilemm des Nerven direkt übergeht, während der Axencylinder in dem Hügel sein Ende erreicht. Man nannte diese Endigung den DOYÈRE'schen Nervenhügel. Später hat W. KÜHNE (1862) nachgewiesen, dass diese Endigung eine allgemeine sei und auch sämmtlichen Wirbelthieren zukomme: die Nervenfaser verliert kurz vor ihrem Eintritt in die Muskelfaser ihr Mark, und das Neurilemm geht in das Sarkolemm über, mit dem es den DOYÈRE'schen Nervenhügel bildet, während der Axencylinder sich in eine gelappte Platte ausbreitet, die in einer körnigen, viel grössere Zellenkerne enthaltenden Masse eingebettet ist, und der kontraktilen Substanz aufliegt. Diese Platte, welche mit der körnigen Masse den Inhalt des Nervenhügels bildet, wird als das Ende des Nerven betrachtet und die „motorische Endplatte“ genannt.

Chemie der Nerven.

Die Nervenscheide, das Neurilemm, ist bindegewebiger Natur und dementsprechend zusammengesetzt. Der Axencylinder besteht, wie mikrochemische Reaktionen lehren, aus Eiweisskörpern, deren Natur vollkommen unbekannt ist. Die Markscheide enthält zumeist Stoffe, die sich durch Alkohol, Aether und Chloroform extrahiren lassen; es sind

fettähnliche Körper, Cholestearin, phosphorhaltiges Lecithin und phosphorfreies Cerebrin; auch Keratin ist darin zu finden. Die Reaktion des lebenden Nerven ist neutral.

Das Cerebrin quillt in Wasser auf; auf diese Eigenschaft ist die Bildung eigenthümlich heller, aus dem Querschnitt einer markhaltigen, in Wasser gelegten Nervenfaser hervorquellenden Tropfen, der Myelintropfen, zurückzuführen.

Wie beim Muskel so unterscheidet man auch am Nerven den ruhenden und den thätigen Zustand.

Der Nerv im ruhenden Zustande.

Im Ruhezustande kommen dem Nerven keine spezifischen Eigenschaften, wie sie beim Muskel bekannt sind, zu; nur zeigt er, wie jener, elektromotorische Eigenschaften, worüber unten gehandelt werden wird.

Der Nerv im thätigen Zustande.

Der Nerv kann durch Reize in den thätigen Zustand versetzt werden, doch ist dieser veränderte Zustand des Nerven an demselben ohne Hülfsmittel nicht wahrzunehmen. Dieses Hülfsmittel bietet die Wirkung, die der thätige Nerv auf seinen Endapparat, sei es central oder peripher, hervorzubringen vermag. Da die Wirkung auf die Peripherie die leicht und deutlich sichtbare Muskelzuckung ist, so bedient man sich derselben, um sich über die Vorgänge im Nerven zu unterrichten. Man benutzt hierfür das Nervmuskelpräparat (s. S. 255), und alle Gesetze, die von dem Nerven desselben mit Hülfe der Muskelzuckung sich werden abstrahiren lassen, haben auch im Allgemeinen für alle übrigen Nervenarten Gültigkeit, da sämmtliche Nerven identisch sind (s. unten).

Reize nennt man alle diejenigen Einwirkungen auf den Nerven, welche ihn in den thätigen Zustand überführen, und die Fähigkeit des Nerven, auf die Einwirkung von Reizen in jenen Zustand überzugehen, heisst seine Erregbarkeit.

Wie beim Muskel unterscheidet man ausser dem physiologischen Reiz: 1) die mechanische, 2) die chemische, 3) die thermische und 4) die elektrische Reizung.

Die Reizung des Nerven.

1) Die mechanische Reizung. Jeder mechanische Angriff auf den Nerven an irgend einem Punkte seines Verlaufs, wie Zerren, Drücken, Stechen u. s. w., erregt denselben, doch muss die Reizung mit einer gewissen mittleren Geschwindigkeit geschehen, denn man kann den Nerven mit einem raschen Hammerschlage zerstören, ohne dass sein Muskel zuckt; umgekehrt geräth der Muskel ebensowenig in Zuckungen, wenn

man den Nerven sehr allmälig mit einem nassen Faden umschnürt. Folgen die Reize sehr schnell aufeinander, so geräth der Muskel in Tetanus. Zur mechanischen Tetanisirung des Nerven dient HEIDENHAIN's Tetanomotor.

Der Tetanomotor von HEIDENHAIN besteht aus einem Hämmerchen, das elektromagnetisch in Schwingungen versetzt den auf fester Unterlage ruhenden Nerven hämmert.[1]

2) Die chemische Reizung; der Nerv wird erregt: a) durch Wasserentziehung: Umhüllen mit Fliesspapier, Aufhängen des Nerven über Schwefelsäure, Austrocknen des Nerven an der Luft, Zucker- und Harnstofflösungen in konzentrirtem Zustande, ebenso die konzentrirten Lösungen neutraler Alkalisalze entziehen Wasser, reizen demnach; b) durch Mineral- und organische Säuren, sowie die schweren Metallsalze in konzentrirtem Zustande, mit Ausnahme der Gerbsäure, die weder auf den Muskel, noch den Nerven wirkt; c) durch die Alkalien schon in verdünntem Zustande; nur Ammoniak, das beim Muskel wirksam ist, wirkt hier gar nicht; d) durch Alkohol, Aether und Kreosot; e) durch Glycerin in konzentrirtem Zustande und Galle in verschiedenen Konzentrationen.

3) Die thermische Reizung. Nach ECKHARD sind Temperaturen zwischen -4 bis 54^{0} C. unwirksam, darüber und darunter erregen sie den Nerven.

a 4) Die elektrische Reizung. Wie der Muskel, so wird auch der Nerv nur durch Stromschwankungen, mögen dieselben positiv oder negativ sein, erregt; doch muss die einzelne Stromesschwankung mit einer gewissen mittleren Geschwindigkeit auf ihn einwirken; wenn sie zu langsam erfolgt, kann die Muskelzuckung ausbleiben. Im Uebrigen aber wirkt der elektrische Reiz um so stärker, je schneller die Stromschwankung ansteigt oder abfällt. Folgen die einzelnen Reize auf den Nerven sehr schnell auf einander, so tritt ebenso wie bei direkter Reizung des Muskels „Tetanus" ein (indirekte Reizung nennt man die Reizung vom Nerven aus).

Von Einfluss auf die Erregung des Nerven ist die Richtung, die der elektrische Strom gegen die Axe des Nerven einnimmt. Am wirksamsten ist der Strom, wenn er parallel zur Axe des Nerven fliesst, unwirksam ist er, wenn er senkrecht auf die Axe gerichtet ist (GALVANI).

Man reizt den Nerven, wie den Muskel durch den induzirten und konstanten Strom: jeder Schliessungs- und Oeffnungsinduktionsschlag wirkt erregend, ebenso wie die jedesmalige Schliessung oder Oeffnung des konstanten Stromes (die Ausnahme s. unten); nur scheint die spezifische Erregbarkeit des Nerven grösser zu sein, als die des Muskels, d. h. der Nerv wird schon durch eine geringere Stromdichte erregt, als der durch Curare entnervte Muskel (J. ROSENTHAL).

---

[1] Vgl. für alle hierher gehörigen Apparate: J. ROSENTHAL. Elektrizitätslehre f. Mediciner 1869.

Da die Stromschwankung in den induzirten Strömen in Folge der hohen Spannung an den Enden der sekundären Rolle sehr rasch ansteigt und wieder fällt, so sind sie im Allgemeinen wirksamer für die Erregung von Nerv und Muskel, weshalb sie auch vorzüglich zu kräftiger Reizung benutzt zu werden pflegen.

Wenn man einen Nerven durch den konstanten Strom erregt, so findet die Erregung nicht in der ganzen intrapolaren Strecke statt, sondern nur an den Polen und zwar, wie beim Muskel, bei der Schliessung nur an der Kathode, bei der Oeffnung an der Anode (E. Pflüger). Die Erregung, welche der konstante Strom in dem Nerven bewirkt, ist die Folge eines veränderten Zustandes, der durch die Einwirkung des Stromes hervorgerufen ist. Diesen veränderten Zustand im Nerven nennt man Elektrotonus, und da der veränderte Zustand an der Kathode ein anderer als an der Anode ist, so nennt man den veränderten Zustand im Bereiche der Kathode den Katelektrotonus und jenen im Bereiche der Anode den Anelektrotonus. Beide Zustände breiten sich im Nerven extrapolar und intrapolar aus und gehen in der intrapolaren Strecke durch einen Indifferenzpunkt, an dem der Zustand des Nerven unverändert geblieben ist, in einander über. Pflüger[1] hat nun weiter ermittelt, dass das Entstehen des Katelektrotonus und das Verschwinden des Anelektrotonus die Ursache der Erregung des Nerven ist, und zwar ist der Eintritt des Katelektrotonus ein stärkerer Reiz, als das Verschwinden des Anelektrotonus. Da aber der Elektrotonus zu seiner Entwicklung im Nerven Zeit bedarf, so werden Ströme von einer gewissen kurzen Dauer, innerhalb welcher die Entwicklung des Elektrotonus nicht erfolgen kann, auch ohne Wirkung auf den Nerven sein müssen, wie in der That nach Versuchen von J. König ein Strom von geringerer Dauer als 0·0015 Sekunden unwirksam ist — eine Grenze, die für schwächere Ströme noch tiefer, für stärkere höher liegen muss, da der Eintritt des Elektrotonus auch von der Stromstärke abhängig ist.

Den Beweis für die Richtigkeit dieser Lehre haben geliefert: 1) Pflüger selbst mit Hülfe des Ritter'schen Oeffnungstetanus; der letztere besteht nämlich darin, dass, wenn man durch eine grössere Strecke des Nerven einen konstanten Strom leitet und ihn längere Zeit geschlossen hält, bei der Oeffnung nicht eine einzelne Zuckung, sondern ein Tetanus auftritt; derselbe muss nach Pflüger's Lehre von der Anode ausgehen. Durchschnitt Pflüger den Nerven, nachdem sich der Tetanus bei absteigendem Strome entwickelt hatte, in der intrapolaren Strecke, so hörte der Tetanus sofort auf, blieb dagegen unverändert bestehen, wenn der Strom ein aufsteigender war (aufsteigend heisst der Strom, wenn er im Nerven die Richtung von der Peripherie zum Centrum hat, absteigend bei der umgekehrten Richtung). 2) v. Bezold mit Hülfe der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven, welche eine gewisse, messbare Grösse besitzt (s. unten). Bestimmte v. Bezold diese letztere, indem er den Nerven einmal durch die Schliessung, das andere Mal durch die Oeffnung eines aufsteigenden Stromes reizte, so erfolgte die Muskelzuckung im ersten Falle später, als im zweiten Falle; nach Pflüger, weil

[1] E. Pflüger. Untersuchungen über die Physiologie d. Elektrotonus. Berlin 1859.

die Erregung dort eine grössere Strecke des Nerven zu durchlaufen hatte als hier; umgekehrt war der Sachverhalt beim absteigenden Strome.

Die obige Angabe, dass bei Schliessung und Oeffnung eines konstanten, durch einen Nerven fliessenden Stromes jedesmal eine Zuckung entsteht, trifft nicht überall zu, denn wenn man einen konstanten Strom durch einen Nerven leitet und abwechselnd schliesst und öffnet, so findet bald bei der Schliessung oder nur bei der Oeffnung eine Erregung resp. Zuckung statt. Beachtet man aber die Stärke des Stromes und seine Richtung, so zeigen sich vollkommen gesetzmässige Erscheinungen, die im „Zuckungsgesetz" zusammengefasst worden sind (PFLÜGER). Dasselbe lautet:

Zuckungsgesetz.

Stromstärke	Aufsteigender Strom ↑	Absteigender Strom ↓
Schwacher Strom	*S.* Zuckung + *O.* Ruhe —	*S.* Zuckung + *O.* Ruhe —
Mittelstarker Strom	*S.* Zuckung + *O.* Zuckung +	*S.* Zuckung + *O.* Zuckung +
Starker Strom	*S.* Ruhe — *O.* Zuckung +	*S.* Zuckung + *O.* Ruhe —

(*S*=Schliessung, *O*=Oeffnung; der übrigen eingeführten Zeichen bedient man sich sehr häufig der Kürze wegen für die entsprechenden Begriffe.) Die Erklärung des Zuckungsgesetzes befindet sich weiter unten.

Schwache Induktionsströme sind in ihrer Wirkung identisch mit gleichgerichteten Schliessungen eines konstanten Stromes (ROSENTHAL), weil bei ihnen nur der Schliessungsschlag, welcher schneller ansteigt, als der Oeffnungsschlag, die physiologische Wirkung hervorruft.

Leitung der Erregung, doppelsinnige und isolirte Leitung im Nerven.

Die Thatsache, dass bei Reizung eines Bewegungsnerven der zugehörige Muskel in Thätigkeit geräth, lehrt, dass die Erregung im Nerven zum Muskel fortgepflanzt worden ist. In gleicher Weise besitzen auch die centripetalleitenden Nerven die Fähigkeit, die Erregung in sich fortzupflanzen. Man nennt diese Fähigkeit ihr Leitungsvermögen. Dasselbe besitzt der Nerv aber nur so lange, als seine Kontinuität erhalten ist, denn wird er z. B. an einem Punkte, der zwischen der Reizstelle und dem Muskel liegt, unterbunden oder durchschnitten, und die beiden Enden aneinander gelegt, so kann sich der Reiz über die lädirte Stelle nicht fortpflanzen, und eine Zuckung des Muskels tritt nicht mehr ein.

Eine weitere Frage von grossem Interesse ist die, ob die Erregung

sich von der gereizten Stelle nur peripher, oder ob sie sich auch central fortpflanzt. In der That vermag die Nervenfaser eine Erregung nach beiden Seiten, nach der Peripherie und dem Centrum hin, zu leiten, denn 1) bewirkte nach Verwachsung des centralen Endes des N. lingualis (Ast des Trigeminus) mit dem centralen Ende des motorischen N. hypoglossus ein oberhalb der verheilten Stelle angebrachter Reiz eine Zuckung der Zunge (Philippeaux und Vulpian), obgleich der erstere Nerv ein centripetalleitender Nerv ist, und 2) pflanzt sich die negative Schwankung des Nervenstromes, deren innige Beziehung zum Erregungsvorgange weiterhin noch betrachtet werden soll, nach beiden Seiten hin fort: Der Nerv besitzt also „doppelsinniges Leitungsvermögen“.

Die Erregung pflanzt sich nur in der gereizten Nervenfaser fort, ohne auf ihre Nachbarfaser überzugehen, wovon man sich überzeugen kann, wenn man von den vier Wurzeln des Hüftnerven nur die eine oder die andere reizt: es zucken immer nur diejenigen Muskeln, welche zum Endbezirk der betreffenden Wurzeln gehören. Die Leitung in der Nervenfaser ist demnach eine „isolirte Leitung“.

Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung.

Die Erregung pflanzt sich im Nerven mit messbarer Geschwindigkeit fort. Dieselbe ist von Helmholtz gemessen worden, indem er den Nerven des Nervmuskelpräparates das eine Mal entfernt und ein zweites Mal nahe dem Muskel reizte und die Grösse der Verschiebung der beiden so gewonnenen Zuckungskurven bestimmte. Für den centrifugalleitenden (motorischen) Froschnerven beträgt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit 27 Meter in der Sekunde. In den centrifugalleitenden Nerven des Menschen ist sie nach Helmholtz und Baxt 33·9 Meter in der Sekunde. In den centripetalleitenden (sensiblen) Nerven des Menschen fällt sie nach den verschiedenen Autoren (Helmholtz, Kohlrausch u. A.) ausserordentlich verschieden aus und schwankt von 94—30 Meter für die Sekunde, doch ist wahrscheinlich, dass sie mit der Geschwindigkeit in den Bewegungsnerven übereinstimmt.

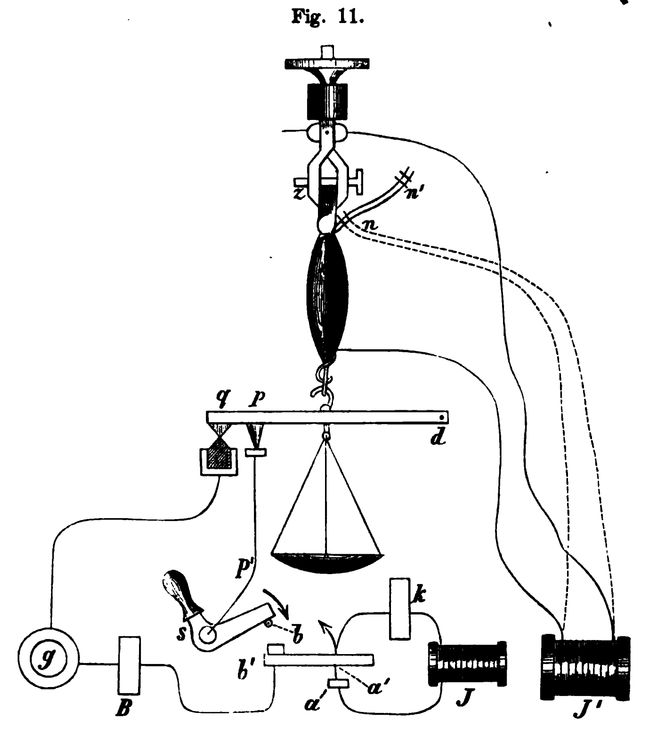
Verzögert wird die Fortpflanzungsgeschwindigkeit: a) durch Herabsetzung der Temperatur, b) durch den Elektrotonus, c) durch die Einwirkung des amerikanischen Pfeilgiftes Curare.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Nerven ist nicht auf allen Punkten ihres Verlaufes gleich gross, sondern scheint mit der Länge der leitenden Strecke abzunehmen (H. Munk, Helmholtz und Baxt), sowie mit der Stärke des Reizes zuzunehmen.

Die Bestimmung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Nerven machte Helmholtz mit dem Myographion (s. S. 244) und der zeitmessenden Methode nach

Pouillet in der oben angegebenen Weise. Die Methode nach Pouillet beruht darauf, aus der Grösse der Ablenkung, welche ein Galvanometer anzeigt, wenn ein kurzdauernder Strom durch dasselbe geleitet wird, seine Dauer zu berechnen. Es ist nämlich die Grösse des Ausschlages der Nadel proportional der Stärke des Stromes und seiner Dauer; da man die beiden ersten Werthe immer kennt, so ist der dritte Werth leicht zu berechnen. Um diese Methode für den vorliegenden Zweck verwenden zu können, handelt es sich darum, einen Strom zu schliessen in dem Augenblick, wo der Nerv gereizt wird, und ihn zu öffnen in dem Moment, wo der Muskel zu zucken beginnt („zeitmessender Strom"). Reizt man den Nerven einmal an einer nahen, das andere Mal an einer zweiten, dem Muskel fernen Stelle, so wird die Oeffnung des Stromes, da die Erregung jetzt einen längeren

Fig. 11.



Schema für Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in Nerv und Muskel.

Weg zum Muskel zurücklegen muss, später erfolgen, als im ersten Versuch, und die Differenz giebt die Zeit an, welche die Erregung gebraucht hat, um jenen Weg im Nerven zurückzulegen. Die Figur 11 stellt die Vorrichtung dar, mit welcher der Versuch ausgeführt wird. Wird der Schlüssel *s* mit seiner Platinspitze *b* auf die Platinspitze *b'* der Wippe *a' b'* heruntergedrückt, so wird der zeitmessende Strom *B* geschlossen und im Galvanometer *g* die Grösse des Ausschlages gemessen. Wenn aber *B* geschlossen wird, so wird der reizende Strom *K* dadurch, dass die Wippe *b' a'* bei *a'* in die Höhe schnellt, unterbrochen und in der sekundären Spirale J_1 ein Oeffnungsschlag induzirt, welcher den Nerven des in der Zange *z* befestigten Muskels bei *n* reizt. Der Muskel hebt, sobald er sich kontrahirt, den im Drehpunkt *d* beweglichen Hebel, an den er angreift, von seiner

Unterlage ab und damit auch die beiden Kontakte *q* und *p*, sodass in diesem Augenblick der zeitmessende Strom wieder geöffnet wird. Die Dauer dieses Vorganges, d. h. die Zeit vom Moment der Reizung des Nerven bis zum Beginn der Zuckung, wo der zeitmessende Strom wieder geöffnet wurde, lässt sich nun aus der Grösse der Galvanometerablenkung berechnen. Damit aber, wenn die Muskelzuckung aufgehört hat, die Kette *B* nicht wieder geschlossen wird, ist der Kontakt bei *q* von Quecksilber, dessen konvexer Meniscus zu einem Faden ausgezogen ist, und dieser wird bei der Erhebung des Muskels zerrissen, sodass, wenn der Hebel in seine erste Lage wieder zurückkehrt, die Spitze *q* die Oberfläche des Quecksilbers nicht mehr erreicht und die Kette *B* offen bleibt. Wird in einem zweiten Versuche der Nerv bei *n'* gereizt, so lässt sich in der oben angegebenen Weise die Geschwindigkeit berechnen.

Die beiden ausgezogenen Linien, welche von J_1 direkt zum Muskel führen, stellen Drähte dar, durch welche der Strom zu dem Muskel geleitet wird, um ihn direkt zu reizen. Das Gewicht, welches der Muskel bei seiner Zusammenziehung zu heben hat, ist so angebracht, dass er im Ruhezustande durch dasselbe nicht gedehnt wird („Ueberlastung"), und das er erst hebt, wenn seine Energie so weit gewachsen ist, dass sie der Ueberlastung gleich ist. Je grösser die Ueberlastung ist, um so länger dauert diese Zeit, welche in der angegebenen Weise gemessen werden kann. Wenn man die so gefundenen Werthe als Abscissen und die denselben entsprechenden Ueberlastungen als Ordinaten aufträgt, so erhält man eine Energiekurve, welche mit der oben am Myographion erhaltenen Kurve im Wesentlichen übereinstimmt.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit an centrifugalleitenden Nerven des Menschen bestimmte Hemholtz, indem er auf die kleinen Muskeln des Daumenballens einen Hebel aufsetzte, der seine bei der Kontraktion entstehende Dickenkurve auf eine rotirende Trommel aufschrieb; die Reizung des Nerven geschah einmal in der Nähe des Handgelenkes, das andere Mal nahe dem Schultergelenk. Der ganze Arm wird, um ihn zu immobilisiren, eingegypst; für die angegebenen Punkte bleiben Fenster offen.

In den centripetalleitenden Nerven bestimmt man die Fortpflanzungsgeschwindigkeit dadurch, dass zwei vom Gehirn verschieden weit entfernte Hautstellen nach einander gereizt werden und man die Versuchsperson ein Zeichen geben lässt, wenn sie die Erregung fühlt. Man erhält so zwei Zeiten, deren Differenz gleich ist der Zeit, welche die Erregung gebraucht hatte, um von der dem Gehirn entfernt gelegenen Reizstelle zu der demselben nahe liegenden Reizstelle zu gelangen.

Die Erregbarkeit des Nerven.

Man unterscheidet beim Nerven, wie auch beim Muskel, allgemeine Bedingungen, von denen seine normale Erregbarkeit abhängt, und spezielle Bedingungen, unter deren Einfluss die normale Erregbarkeit verändert werden kann.

Die normale Erregbarkeit des Nerven hängt ab: 1) von einer normalen Ernährung; 2) von einem zweckmässigen Wechsel zwischen Ruhe und Thätigkeit (die näheren beim Muskel [S. 248] gegebenen Daten gelten hier ebenso, ausgenommen sind nur die Veränderungen im Stoffwechsel, die im Nerven während der Thätigkeit ebenfalls eintreten mögen, bisher aber

noch nicht beobachtet werden konnten); 3) von seinem Zusammenhange mit dem Centralorgan. Durchschneidet man nämlich einen Nervenstamm an irgend einer Stelle seines Verlaufes, so wird das periphere Ende unerregbar. Dieser Zustand tritt bei Säugethieren schon nach 4—6 Tagen, bei Kaltblütern später auf, während das centrale Ende keine wesentliche Veränderung erfährt. Dieser physiologischen Veränderung entspricht auch eine solche in der anatomischen Beschaffenheit der Nervenfaser, welche die fettige Degeneration genannt wird: bei mikroskopischer Betrachtung sieht man Markscheide und Axencylinder vollkommen zu Grunde gegangen und in fettige Massen verwandelt. Sind die Schnittenden nicht zu weit von einander entfernt, so können die Nervenfasern wieder vollkommen verheilen und funktionsfähig werden.

Aenderungen der Erregbarkeit des Nerven treten ein: 1) mit der Entfernung des Reizpunktes vom Muskel (Pflüger sah, dass ein Reiz, der von einer peripheren, dem Muskel nahegelegenen Strecke noch keine Wirkung hervorrief, dieselbe sofort erzeugte, wenn der Nerv entfernter vom Muskel central gereizt wurde. Nach Pflüger beruht diese Erscheinung auf einem „lawinenartigen“ Anschwellen des Reizes, dessen Wirkung folglich von entfernteren Stellen grösser ausfallen muss, als von einer näheren; doch erscheint es wahrscheinlicher, dass die Erregbarkeit des Nerven am Centrum eine höhere ist, als an der Peripherie, dieselbe also vom Centrum zur Peripherie abnimmt); 2) ein neuer Querschnitt, der am Nerven angelegt wird, erhöht die Erregbarkeit an demselben (Heidenhain); 3) jede Wasserentziehung, wie sie schon beim Austrocknen eintritt, erhöht die Erregbarkeit und ruft spontane Zuckungen hervor, die bald aufhören, wenn die Erregbarkeit durch weiteren Wasserverlust vollkommen erloschen ist; 4) Zerstörung des Baues des Nerven durch chemische Agentien vernichtet auch die Erregbarkeit; 5) ebenso mechanische Insulte; 6) durch Temperaturschwankungen: wenn die Temperatur bis zu 45° steigt oder zu —10° fällt, so tritt erst Steigerung, dann Herabsetzung der Erregbarkeit ein, die bei über diese Grade hinausgehenden Temperaturen in völlige Unerregbarkeit, in den Tod übergeht. Von ganz besonderem Einflusse auf die Erregbarkeit ist 7) der konstante Strom, der den Nerven in auf- und absteigender Richtung durchfliesst. Der durch jenen im Nerven hervorgerufene Zustand, der Elektrotonus besteht nämlich in einer Veränderung der Erregbarkeit, welche im Katelektrotonus erhöht, im Anelektrotonus herabgesetzt ist.

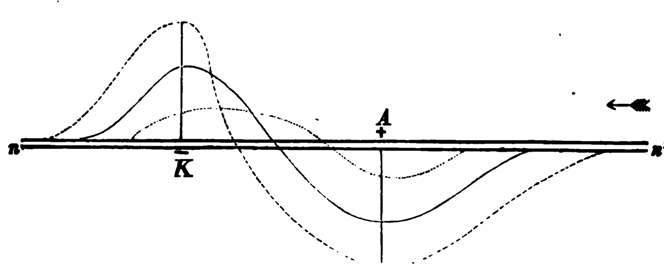
Letztere Veränderung der Erregbarkeit ist am grössten in der Nähe der Pole, nimmt mit der Entfernung von diesen allmälig ab und ist in grösserer Entfernung gar nicht vorhanden. In der intrapolaren Strecke nimmt sie ebenfalls mit der Entfernung von den Polen ab und ist im „Indifferenzpunkt“ gleich Null. Mit der Zunahme der Stärke des

konstanten, sog. „polarisirenden" Stromes dehnen sich die Veränderungen extrapolar aus, und der Indifferenzpunkt, welcher bei schwachen Strömen in der Nähe der Anode liegt, rückt gegen die Kathode hin. Gleichzeitig mit der Herabsetzung der Erregbarkeit wird unter dem Einflusse sehr starker Ströme die anelektronisirte Strecke in ihrer Leitungsfähigkeit herabgesetzt und kann selbst vollkommen leitungsunfähig werden (Pflüger, v. Bezold).

Wird der konstante Strom wieder geöffnet, so schlagen die beiden veränderten Zustände in ihr Gegentheil um: Die anelektrotonische Strecke wird in ihrer Erregbarkeit erhöht (positive Modifikation), die katelektrotonische Strecke wird in ihrer Erregbarkeit herabgesetzt (negative Modifikation), um erst nach dem „Abklingen" der elektrotonischen Veränderungen zur normalen Erregbarkeit zurückzukehren.

Das Verhalten des Nerven im Elektrotonus wird durch Figur 12 veranschaulicht. Wenn *n n'* den Nerven, *A* die Anode, *K* die Kathode bedeutet, der Strom also in der Richtung des Pfeiles fliesst, so bezeichnet die punktirte Kurve die Erregbarkeitsverhältnisse bei schwachem Strom, die ausgezogene Kurve die

Fig. 12.



Graphische Darstellung der Erregbarkeitsverhältnisse im Elektrotonus.

Verhältnisse bei mittelstarkem Strom und die gestrichelte Kurve die Erregbarkeitsveränderungen bei starkem Strom. Die Kurven sind dadurch gewonnen, dass die Erregbarkeitsgrössen im Katelektrotonus als positive Ordinaten auf die Längsrichtung des Nerven aufgetragen und ihre Höhen mit einander verbunden worden sind, und die Grössen im Anelektrotonus als negative Ordinaten unter diese Linie aufgetragen werden.

Die Prüfung der Erregbarkeit irgend einer Stelle des Nerven geschieht in der Weise, dass man den Nerven mit einzelnen Induktionsschlägen reizt und die Zuckungshöhen des Muskels vergleicht, oder indem man diejenige Stromstärke aufsucht, welche eben die erste Zuckung hervorruft.

Aus der Kenntniss der elektrotonischen Veränderungen, die durch den konstanten Strom erzeugt werden, erklärt sich das Zuckungsgesetz in folgender Weise: „Schwache Ströme" geben nur Schliessungs-, keine Oeffnungszuckung, weil der Strom noch so schwach ist, dass nur der stärker wirkende Katelektrotonus die Erregung hervorrufen kann; die Stärke der „mittelstarken Ströme" reicht aus, um Schliessungs- und Oeffnungszuckung hervorzurufen; bei „starkem, aufsteigendem Strome" fehlt die Schliessungszuckung, weil die Erregung, die von der Kathode ausgeht, sich durch die leitungsunfähig gewordene Strecke des Anelek-

trotonus zum Muskel hin nicht fortpflanzen kann; bei der Oeffnung tritt eine Zuckung ein, weil der Reiz von der Strecke, in der der erregende Anelektrotonus eben verschwunden ist, ungehindert zum Muskel gelangt. Bei „absteigenden, starken Strömen" ist die Schliessungszuckung aus dem gleichen Grunde vorhanden, dagegen fehlt die Oeffnungszuckung, weil nach dem Oeffnen eines so starken Stromes der Elektrotonus äusserst rasch in seine negative Modifikation übergeht und der Katelektrotonus zum leitungsunfähigen Anelektrotonus geworden ist, welcher der Erregung, da sie oberhalb liegt, den Weg zum Muskel versperrt hat.

Elektrische Erscheinungen an den Nerven.[1]

1. Der Nervenstrom des ruhenden Nerven.

Wenn man den Nerven mit zwei künstlichen Querschnitten versieht und an bestimmte Punkte seines Längs- und Querschnittes Elektroden anlegt, die zu einem Galvanometer führen, so findet man den Nerven elektromotorisch wirksam in derselben Weise, wie den Muskel (vgl. oben S. 251).

Der Nervenstrom kommt, wie der Muskelstrom, den möglichst kleinsten Nervenstückchen, sofern sie Längs- und Querschnitt besitzen, zu und ist ebenfalls nur eine Erscheinung des lebenden Nerven; der todte Nerv giebt keinen gesetzmässigen Strom.

Die elektromotorische Kraft des Querschnitt-Längsschnittstromes ist nach du Bois-Reymond = 0·02 Daniell.

Den Nervenstrom geben sowohl centrifugal- wie centripetalleitende Nerven, ebenso neben den Froschnerven auch die aller übrigen Thiere in derselben Gesetzmässigkeit.

Von Einfluss auf das Verhalten des Nervenstromes ist die Temperatur, die, wenn sie beim Froschnerven von 2° C. erhöht wird, den Nervenstrom wachsen lässt, bis er bei einer Temperatur von 14—25° C. ein Maximum erreicht hat, über das hinaus seine elektromotorische Kraft kontinuirlich abnimmt (Steiner).

Die Träger der elektromotorischen Eigenschaften des Nerven sind den Muskelelementen ähnlich angeordnete Nervenelemente, die ihre positive Fläche dem Längsschnitt, ihre negative dem Querschnitt zukehren und in einen indifferenten Leiter versenkt sind. Im Uebrigen gilt Alles, was bei dem Muskelstrom darüber gesagt worden ist.

2. Der Nervenstrom des thätigen Nerven.

Elektrotonus. Liegen die ableitenden Elektroden am Quer- und Längsschnitt des Nerven, und wird in einiger Entfernung von diesen ein konstanter Strom (der „polarisirende Strom") der Länge nach durch den Nerven geleitet, so tritt, wenn der konstante Strom geschlossen wird, eine Veränderung des Nervenstromes ein, die in einer Zunahme oder

[1] E. du Bois-Reymond a. a. O.

einer Abnahme des ursprünglichen Stromes bestehen kann, je nachdem der polarisirende Strom dem Eigenstrome des Nerven gleich- oder entgegengesetzt gerichtet ist. Diese Veränderung, welche der Strom des ruhenden Nerven erfährt, nennt man nach du Bois-Reymond den „Elektrotonus", dessen Wesen darin besteht, dass er einen Zuwachsstrom hervorruft, der sich zu dem ursprünglichen Nervenstrome algebraisch summirt; der elektrotonische Strom ist unabhängig von der Grösse des Nervenstromes und erscheint auch dann noch, wenn der letztere gleich Null ist. Dass der Zuwachsstrom nicht von Stromschleifen herrührt, die aus dem polarisirenden Strome in den Galvanometerkreis einbrechen, hat du Bois-Reymond bewiesen, als er zeigte, dass nach Zerstörung der Kontinuität des Nerven zwischen den beiden Kreisen durch Zerschneiden oder Unterbinden des Nerven der Elektrotonus verschwunden war.

Die Stärke des Elektrotonus hängt ab von der Stärke des polarisirenden Stromes und der Länge der durchflossenen Nervenstrecke; er tritt am stärksten hervor in der Nähe der Elektroden und nimmt mit der Entfernung von diesen allmälig ab; er gehört nur dem lebenden Nerven an und verschwindet mit dessen Tode. Seine elektromotorische Kraft ist = 0·05 Daniell. Fliesst der konstante Strom senkrecht gegen die Längenaxe des Nerven, so wirkt er nicht polarisirend.

Der elektrotonische Zustand erklärt eine eigenthümliche Erscheinung, welche die sekundäre Zuckung vom Nerven aus genannt wird, und welche die Richtigkeit des Gesetzes von der isolirten Leitung in der Nervenfaser in Frage zu stellen drohte. Die Thatsache ist folgende: Wenn man an den Nerven eines Nervmuskelpräparates einen zweiten muskelfreien Nerven anlegt und durch letzteren einen konstanten Strom sendet, so zuckt der zu dem andern Nerven gehörige Muskel, obgleich die Kontinuität zwischen der Reizstelle und dem Muskel nicht vorhanden ist. Die Erklärung ist die, dass der elektrotonische Strom des muskelfreien Nerven durch den Nerven des Nervmuskelpräparates, der für jenen Nerven einen ableitenden Bogen bildet, geht und ihn erregt. Eine besondere Form der sekundären Zuckung vom Nerven aus ist die paradoxe Zuckung: reizt man nämlich den einen der beiden Nerven, in die sich der Hüftnerv theilt, bevor er in die Unterschenkelmuskel eintritt, so können die Muskeln, die zu dem anscheinend nicht gereizten Nerven gehören, in Zuckung gerathen. Die Erklärung ist dieselbe.

Die negative Schwankung des Nervenstromes. Ebenso wie der Muskelstrom zeigt nach du Bois-Reymond auch der Nervenstrom, wenn der Nerv an irgend einer Stelle mit tetanisirenden elektrischen, mit chemischen oder mechanischen Reizen erregt wird, eine „negative Schwankung", die im Galvanometer ebenfalls als eine kontinuirliche Abnahme des ursprünglichen Stromes erscheint, die aber in Analogie zum Muskel auch als ein diskontinuirlicher Vorgang, welchem bei seiner Geschwindigkeit die träge Galvanometernadel nicht folgen kann, betrachtet wird. In der That hat sich nachweisen lassen, dass sie aus periodischen Unterbrechungen des Eigenstromes zusammengesetzt ist (J. Bernstein).

Die Grösse der negativen Schwankung hängt ab von der Stärke des angewandten Reizes, der Grösse des ursprünglichen Nervenstromes und der Erregbar-

keit des Nerven, sodass sie, wenn ersterer gleich Null ist, auf denselben Werth fällt. Dass es sich hier nicht um Stromschleifen handeln kann, ist dadurch bewiesen, dass die negative Schwankung auch bei nicht elektrischen Reizen auftritt.

Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung. Die Erregung des Nerven, der seines Muskels beraubt ist, kann an sich nicht beobachtet werden; setzt man aber das eine Ende des Nerven, gleichviel welches, da sich die negative Schwankung nach beiden Seiten hin fortpflanzt, in zweckentsprechender Weise mit dem Galvanometer in Verbindung, so vertritt dasselbe den Muskel (du Bois-Reymond), indem die negative Schwankung den Erregungsvorgang anzeigt. Diese Analogie — unbeschadet einer gewissen Einschränkung — wurde noch erhöht, als J. Bernstein zeigte, dass die negative Schwankung des Nervenstromes durch die Erregbarkeitsveränderungen im Elektrotonus (Pflüger) in derselben Weise, wie die Muskelzuckung, beeinflusst wird. Da man nun nach Helmholtz weiss, dass der die Muskelzuckung auslösende Erregungsvorgang von der Reizstelle bis zum Muskel mit messbarer Geschwindigkeit sich fortpflanzt, so war es sehr wahrscheinlich, dass der analoge Vorgang der negativen Schwankung von der Reizstelle bis zu seinem Eintritt in das Galvanometer sich gleichfalls mit messbarer Geschwindigkeit fortpflanzen würde. In der That hat J. Bernstein gezeigt, dass die negative Schwankung sich mit einer Geschwindigkeit von 27—28 Meter in der Sekunde fortpflanzt, also eine der Fortpflanzung der Erregung gleiche Fortpflanzungsgeschwindigkeit besitzt, sodass die „negative Schwankung“ der Ausdruck des im Nerven ablaufenden Erregungsvorganges zu sein scheint. Da die Dauer der einzelnen Schwankung = 0·0005—0·0008 Sekunden beträgt und ihre Geschwindigkeit bekannt ist, so berechnet man dass die Stromschwankung sich in einer Welle, der sogenannten „Reizwelle“, die eine Länge von 18 Millimetern hat, fortpflanzt.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung ist von J. Bernstein mit Hülfe des Differential-Rheotoms bestimmt worden, das im Prinzip folgende Einrichtung besitzt: Ein schnell rotirendes Rad veranlasst bei seiner Umdrehung auf der einen Seite die Reizung einer bestimmten Nervenstelle, auf der gegenüberliegenden Seite (die beiden Stellen entsprechen den Endpunkten des Rad- resp. Kreisdurchmessers) die vorübergehende Schliessung des Längsschnittquerschnittstromes. Geschieht Reizung und Schliessung des Stromes, wie oben angegeben, in demselben Augenblick, so ist der Nervenkreis schon geöffnet, bevor die abgeleitete Strecke die negative Schwankung begonnen hat. Da die beiden Reizstellen aber gegeneinander so verschiebbar sind, dass die Schliessung des Nervenkreises kürzere oder längere Zeit nach der Reizung erfolgen kann, so findet man schliesslich solche Stellungen auf, bei denen die negative Schwankung in der abgeleiteten Strecke eben entsteht, wenn der Nervenkreis geschlossen wird oder sehr kurze Zeit nachher. Die Grösse dieser Verschiebung ist proportional der Entfernung der gereizten von der abgeleiteten Nervenstelle und ihre Fort-

pflanzungsgeschwindigkeit bei gleichzeitiger Kenntniss der Anzahl der Radumdrehungen in der Minute zu berechnen.

Theorie der negativen Schwankung und des Elektrotonus. Ein Nervenelement kann man sich aus Nervenmolekülen bestehend denken, welche, wie man annimmt, in Folge eines Reizes Bewegungen ausführen, durch welche die Spannungsunterschiede zwischen Längsschnitt und Querschnitt der Elemente vermindert werden. Diese Veränderung bedingt die Erscheinung der negativen Schwankung.

Zur Erklärung des Elektrotonus kann man annehmen, dass die Nervenmoleküle unter der Einwirkung des konstanten, polarisirenden Stromes eine Lageveränderung erfahren, die zu der positiven und negativen Elektrode jenes Stromes in Beziehungen stehen, und durch welche die Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche des Nerven geändert wird. Diese Lageveränderung ist am grössten in der intrapolaren Strecke und extrapolar in der Nähe der Elektroden, um in grösserer oder geringerer Entfernung von denselben zu verschwinden. Hört der Einfluss des polarisirenden Stromes auf, so nehmen auch die Nervenmoleküle ihre ursprüngliche Lage wieder ein.

Der Stoffwechsel des thätigen Nerven.

Ueber die Veränderungen, welche der Stoffwechsel im thätigen Nerven erfährt, ist nichts bekannt. Weder konnte man bisher eine dem Muskel analoge Veränderung seiner Reaktion, noch eine Wärmeentwicklung mit Sicherheit nachweisen.

Der Tod des Nerven.

Von dem Tode des Nerven, welchem derselbe innerhalb des Körpers durch die fettige Degeneration anheimfällt, vollkommen verschieden ist der Tod des aus dem Körper herausgeschnittenen Nerven, der niemals fettig degenerirt, sondern in Fäulniss übergeht, wenn er durch Austrocknen nicht davor geschützt wird. Der todte Nerv unterscheidet sich von dem lebenden zunächst wesentlich durch den Verlust seiner Erregbarkeit, die aber nicht auf allen Punkten des Nerven gleichmässig abnimmt, sondern nach dem Ritter-Valli'schen Gesetze in centrifugaler Richtung, sodass erst das centrale Ende unerregbar wird, während mehr peripher gelegene Punkte noch erregt werden können, u. s. w. Dieser Abnahme der Erregbarkeit geht an allen Punkten des Nerven eine Zunahme derselben voraus. Der ganze Vorgang verläuft schneller an centralen, als an peripheren Punkten und wird in seinem Ablauf durch das Anlegen eines Querschnittes noch beschleunigt (Rosenthal).

Die Angabe, dass der Nerv beim Absterben saure Reaktion, wie der Muskel, zeigen soll, harrt noch der Bestätigung.

Anhang.

Die elektrischen Fische oder Zitterfische.[1]

Während die Elektrizitätsentwicklung in den Nerven und Muskeln nur mit sehr feinen Hülfsmitteln nachweisbar ist, kennt man einige Fische, welche die Fähigkeit besitzen, elektrische Schläge mit einer Stärke zu entladen, wie man sie nur bei den stärksten Elektrisirmaschinen erhält; es sind dies die elektrischen Fische oder Zitterfische, nämlich: 1) der Zitteraal, Gymnotus, in den Landseen von Surinam in Südamerika heimisch; 2) der Zitterwels, Malopterurus, im Nil vertreten, 3) der Zitterrochen, Torpedo, der im Mittelmeer, sowie im atlantischen Ocean in mehreren Spezies vorkommt.

Ihre elektrischen Fähigkeiten verdanken die Zitterfische dem elektrischen Organe, welches bei ihnen in verschiedener Mächtigkeit entwickelt durch in dasselbe eintretende Nerven, die elektrischen Nerven, zu elektrischen Entladungen angeregt wird. Bei dem Zitteraal liegt das elektrische Organ beiderseits der Wirbelsäule entlang bis in das Schwanzende nnd empfängt sehr zahlreiche Nerven aus dem Rückenmarke. Bei dem Zitterwels liegt es ebenso beiderseits an der Wirbelsäule, die Seiten des Körpers fast vollständig umfassend, und hört am Schwanze auf; das ganze Organ empfängt nur eine einzige Nervenfaser, die beiderseits aus dem Rückenmark nahe der Med. oblongata als nackter Axencylinder aus einer sehr grossen Ganglienzelle entspringt. Das elektrische Organ des Zitterrochens liegt am Vorderkörper zwischen dem Knorpelgerüst und der Brustflosse, durchsetzt die ganze Dicke des Thieres und ist auf der Rücken- und Bauchseite nur von der Haut bekleidet, durch welche das Organ, namentlich auf der Bauchseite durchscheint. Jederseits erhält das Organ mehrere Nerven, die aus einem besonderen Gehirntheil, der zwischen Vierhügel und verlängertem Mark gelegen als Lobus electricus bezeichnet wird, entspringen.

Das Element der elektrischen Organe aller Zitterfische ist nach den Untersuchungen von A. Bilharz und M. Schultze die „elektrische Platte“ (eine gallertartige Scheibe). Zu jeder dieser Platten tritt der Endast einer Nervenfaser, der sich vielfach theilt und sich schliesslich in einem feinen Netzwerk verzweigt. Beim Zitteraal und dem Wels stehen die Platten vertikal aneinandergereiht, und der Nerv tritt bei dem ersteren in die vordere Seite der Platte ein (Kopfseite); bei dem letzteren in die hintere Seite (Schwanzseite); bei dem Zitterrochen, dessen Platten horizontal liegen, tritt die Nervenfaser an die untere Seite der Platte (Bauchseite). Entwicklungsgeschichtlich erscheinen die elektrischen Organe als den Muskeln homologe Bildungen (Babuchin).

Das elektrische Organ reagirt wie der Muskel im unthätigen Zustande neutral oder schwach alkalisch, während der Thätigkeit und beim Absterben sauer. Die Entladungen der Organe geschehen bei dem Aal und Wels willkürlich und reflektorisch, bei dem Zitterrochen scheint nur eine reflektorische Entladung einzutreten.

Im Augenblicke des Schlages wird beim Zitteraal das Kopfende des elektrischen Organes positiv, das Schwanzende negativ, sodass im ableitenden Bogen ein Strom vom Kopf zum Schwanze, in dem Fische selbst ein aufsteigender Strom fliesst (Faraday, E. du Bois-Reymond). Im Wels wird das Schwanzende positiv,

[1] Vgl. E. du Bois-Reymond. Carl Sachs' Untersuchungen am Zitteraal. Leipzig 1881.

das Kopfende negativ; es fliesst also im Fische ein absteigender Strom (E. DU BOIS-REYMOND). Am Zitterrochen ist die Rückenfläche positiv, die Bauchfläche negativ, im Körper geht also der Strom von der Bauch- zur Rückenseite (GALVANI).

Nach den zeitmessenden Versuchen von MAREY besitzt der elektrische Schlag, wie der Muskel, ein Stadium der „latenten Reizung" von 0·016 Sekunden und eine Dauer von 0·07 Sekunden, sodass die beiden Zustände von einerlei Ordnung mit dem Muskel zu sein scheinen, wenn nicht die schwer zu umgehende Ermüdung des elektrischen Organes diese Zeiten länger erscheinen lässt, als sie in Wirklichkeit sind.

Während eines elektrischen Schlages, von dem Stromantheile auch durch den Körper des Fisches gehen, bleiben die Muskeln beim Zitteraal und Wels unbewegt, die des Zitterrochens gerathen in Zuckungen (STEINER).

§ 2. Spezielle Physiologie der Nerven.[1]

Man unterscheidet: 1) centrifugalleitende, 2) centripetalleitende und 3) intercentrale Nerven.

1) Die centrifugalleitenden Nerven, welche die Erregungen vom Centrum zur Peripherie leiten, bezeichnet man je nach dem Effekt, den sie durch ihre Erregung hervorrufen, als a) motorische Nerven, deren Erregung die Organe, in denen sie enden, die Muskeln, zur Bewegung veranlasst; b) Drüsen- oder Sekretionsnerven, deren Thätigkeit in der mit ihnen verbundenen Drüse Sekretion derselben anregt; c) Hemmungsnerven, die eine schon bestehende Thätigkeit (Bewegung, Sekretion u. s. w.) unterdrücken resp. aufheben, und d) vasomotorische Nerven, welche die Muskeln der Blutgefässe zur Thätigkeit veranlassen.

Hierher gehören auch die elektrischen Nerven der Zitterfische, deren Erregung die Entladung der elektrischen Organe zur Folge hat, und die sog. trophischen Nerven, deren Vorhandensein zur Zeit sehr zweifelhaft erscheint.

2) Die centripetalleitenden Nerven, welche die an der Peripherie aufgenommenen Erregungen nach dem Centrum, den nervösen Centralorganen, leiten und in denselben entweder Empfindungen auslösen oder ihre Erregungen auf andere Nervenelemente übertragen, die ihrerseits neue Kräfte, z. B. Bewegungen u. s. w., hervorrufen. Die ersteren nennt man: a) Empfindungsnerven, deren Erregung entweder Allgemeingefühle, wie Schmerz, Lust u. s. w., folgen, und die als eigentlich α) sensible Nerven unterschieden werden von β) den Sinnesnerven, welche „spezifische" Empfindungen, die sogenannten Sinnesempfindungen, wie Licht-, Gehör-, Tastempfindungen u. s. w., vermitteln und in einem gesonderten Kapitel (s. unten) behandelt werden; b) Reflexnerven oder excitomotorische Nerven, welche wieder, je nach der Thätigkeit, welche die im Centrum umgesetzte Erregung hervorzurufen vermag,

[1] M. SCHIFF. Lehrbuch d. Muskel- u. Nervenphysiologie. 1858. VULPIAN. Leçons sur la physiologie du système nerveux. Paris 1866. C. ECKHARD. Experimentalphysiologie des Nervensystems. 1867.

α) Reflexbewegungen, β) Reflexabsonderungen, γ) Reflexhemmungen vermitteln können.

3) Intercentrale Nerven, welche Nervenzellen oder Haufen von solchen (Centren) mit einander behufs Leitung oder Uebertragung von Erregungen in Verbindung setzen.

Die Aufgabe der folgenden Seiten besteht darin, die Funktion der im Körper vorhandenen Nerven aufzusuchen. Bei den vielfach verschlungenen Wegen, auf denen die Nerven sich bewegen, benutzt man zur ersten Orientirung die anatomische Grundlage ihres Ursprunges aus Gehirn, Rückenmark und grauem Gangliennervensystem oder Sympathicus, nach welchem man sie abhandelt 1) als Rückenmarksnerven, 2) als Gehirnnerven und 3) als sympathische Nerven.

Die Methoden, deren man sich zur Auffindung ihrer Funktion bedient, sind folgende: 1) Man durchschneidet einen Nervenstamm und untersucht die Folgen dieser Durchschneidung an ihren Enden, ob Bewegungslosigkeit, Empfindungslosigkeit u. s. w. eingetreten ist an Punkten, die vor der Durchschneidung normal funktionirten; 2) man reizt den peripheren und centralen Theil des durchschnittenen Nervenstammes und beobachtet den Erfolg dieser Reizung; 3) man wartet nach der Durchschneidung die Degeneration ab und sucht die degenerirten Nervenfasern in dem Organe auf; dieser letzte Weg wird namentlich benutzt, um Nervenfasern, welche einem zweiten Nervenstamme von einem anderen zugeführt worden sind, als solche zu rekognosciren.

Die Thatsache des doppelsinnigen Leitungsvermögens der Nervenfaser lehrt, dass physiologisch sowenig wie anatomisch ein prinzipieller Unterschied zwischen den verschiedenen Nervenfasern besteht. Ihre funktionelle Verschiedenheit verdanken sie nur den Organen, mit denen sie im Centrum und an der Peripherie verknüpft sind, denn unter geeigneten Umständen vermag der sensible Nerv auch motorische Impulse zu leiten (s. oben S. 290). An diesem Schlusse vermag auch die Thatsache nichts zu ändern, dass gegen gewisse Reize (z. B. thermische Reize) die sensiblen Nerven sich anders verhalten, als die motorischen Fasern (GRÜTZNER), denn die Ursache dieses verschiedenen Verhaltens liegt nicht in der Faser, sondern dem verschiedenen Endorgane.

1. Rückenmarksnerven.

Aus der Anatomie ist bekannt, dass die 31 Rückenmarks- oder Spinalnerven aus je zwei Wurzeln, einer vorderen und einer hinteren, welch' letztere in ihrem Verlaufe das Ganglion spinale besitzt, entspringen, die sich noch innerhalb des Wirbelkanals mit einander vermischen und nicht mehr zu unterscheiden sind.

CHARLES BELL[1] kam durch Beobachtung und Induktion zu dem Schluss, dass die vorderen Wurzeln des Rückenmarks motorisch, die hinteren Wurzeln sensibel wären. Die Richtigkeit dieses Gesetzes, welches nach seinem Entdecker das BELL'sche Gesetz heisst, wurde erst durch MAGENDIE's Versuch dargethan (1822), welcher

[1] An idea of a new anatomy of the brain. London 1811.

die vorderen und hinteren Rückenmarkswurzeln bei Säugethieren isolirt durchschnitten hatte. Indess konnte der Bell'sche Lehrsatz erst mit den fortgeschritteneren Versuchen von Joh. Müller (1832) der Physiologie vollständig einverleibt werden: an Fröschen nämlich, welche diese Operation viele Tage überlebten, konnte Joh. Müller vollkommen deutlich sehen, wie nach Durchschneidung der vorderen Wurzeln des Plex. ischiadicus die Hinterpfote vollständig gelähmt, aber die Sensibilität durchaus erhalten war, während Reizung des peripheren Endes Bewegung des Beines hervorrief. Umgekehrt blieb auf der anderen Seite, wo die hinteren Wurzeln durchschnitten waren, die Reizung des peripheren Endes ohne Erfolg, dagegen hatte die Reizung des centralen Endes Schmerzensäusserungen (resp. Reflexe) zur Folge.

Der Bell'sche Satz blieb indess nicht ohne Widerspruch. Schon Magendie hatte bei seinen Versuchen bemerkt, dass zwar die hintere Wurzel sensibel, dass aber auch die Reizung der vorderen Wurzel neben der Muskelzuckung Schmerzensäusserungen hervorrufen könne, eine Beobachtung, die Cl. Bernard bestätigen, aber gleichzeitig hinzufügen musste, dass nach Durchschneidung der hinteren Wurzel die Sensibilität auch der vorderen aufgehört hatte. Diese Erscheinung rührt nämlich von Fasern her, welche ursprünglich den hinteren Wurzeln entstammend weiterhin umbiegen und sich in die vordere Wurzel begeben, weshalb man diese Erscheinung die rückläufige Empfindlichkeit, Sensibilité recurrente genannt hat.

Wenn man die motorische Wurzel durchschneidet, so degenerirt, wie schon oben für die centrifugalen Nerven bemerkt worden ist, nur der periphere Theil des Nerven, der centrale bleibt unverändert; durchschneidet man hingegen die sensible Wurzel und zwar zwischen ihrem Ganglion und dem Rückenmarke, so degenerirt umgekehrt das centrale Stück, das periphere bleibt intakt (Waller). Das Spinalganglion scheint daher der Nutritionsheerd für die sensible Faser zu sein, für die motorische wäre dieser Heerd im Rückenmark selbst zu suchen.

Die motorischen Nerven des Rückenmarks versorgen: a) sämmtliche willkürliche Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten, wobei folgendes Verhalten befolgt wird: α) jede Rückenmarkshälfte versorgt nur die entsprechende Körperhälfte, ohne die Mittellinie zu überschreiten, β) die Nerven für funktionell zusammengehörige Muskeln, z. B. für die Athemmuskeln, für die Beuger und Strecker der Extremitäten u. s. w., entspringen aus beschränkten, aneinanderliegenden Rückenmarkstheilen, γ) die Nerven eines Muskels, die aus einer cirkumskripten Parthie des Rückenmarks entspringen, verlassen das Rückenmark nicht durch eine Wurzel, sondern durch mehrere, sodass, wenn eine Wurzel durchschnitten wird, noch nicht vollständige Lähmung des Muskels die Folge ist; b) einige Eingeweide: die Harnblase, die Samenleiter (s. unten), den Uterus (s. unten), die erigirenden Nerven (s. unten), den Penis durch den N. pudendus communis, dessen Durchschneidung eine Erweiterung der Art. dorsalis penis zur Folge hat, während seine sensiblen Elemente reflektorisch die Nn. erigentes beeinflussen; c) die Gefässe (s. unten),

d) die Schweissdrüsen, wie vorläufig für die Hinterpfoten der Katze festgestellt ist (Luchsinger).

Die sensiblen Nerven folgen in ihrer Vertheilung über die Hautoberfläche ähnlichen Gesetzen, wie die motorischen Nerven (Türk).

Die Funktion der einzelnen Rückenmarksnerven entspricht ihrer anatomischen Ausbreitung in den verschiedenen Organen (s. die Lehrbücher der Anatomie).

2. Hirnnerven.

Nervus oculomotorius.

Der N. oculomotorius entspringt aus der grauen Substanz, welche sich am Boden der Sylvi'schen Wasserleitung befindet, gelangt zum Auge und versorgt von den äusseren Augenmuskeln: a) den levator palpebrae superioris, b) die geraden und schiefen Augenmuskeln mit Ausnahme der Mm. rectus externus und obliquus superior; von den inneren Augenmuskeln: a) den M. ciliaris und zwar durch Fasern, welche vom Ganglion ciliare kommen, b) den Sphincter pupillae. Letzterer ist es, welcher reflektorisch die Verengerung der Pupille hervorruft, wenn ein starker Lichtreiz auf die Retina einwirkt. Bei Amaurose (Zerstörung der Retina), sowie nach vorhergehender Durchschneidung des N. opticus kommt die Pupillenverengerung nicht mehr zu Stande, dagegen wird sie durch Reizung des centralen Opticusendes hervorgerufen, bleibt aber aus, wenn der N. oculomotorius vorher durchschnitten word.n ist (Mayo). Es folgt daraus, dass Opticus und Oculomotorius im Gehirn mit einander in Verbindung stehen müssen und zwar wahrscheinlich in den Vierhügeln, deren direkte Reizung bei Vögeln Verengerung der Pupille herbeiführt (Flourens). Die Thätigkeit des inneren geraden Augenmuskels wird stets von einer Pupillenverengerung begleitet (Mitbewegung), es scheint zwischen diesen beiden Fasern eine engere Beziehung zu bestehen. Die Verengerung und Erweiterung der Pupille geschieht niemals einseitig, sondern stets doppelseitig, sodass, wenn selbst nur das eine Auge nach dem hellen Himmel sieht, während das andere bedeckt wird, eine beiderseitige Pupillenverengerung eintritt; es müssen also auch zwischen rechtem und linkem Oculomotorius anatomische Verbindungen vorhanden sein.

Wird der N. oculomotorius in der Schädelhöhle durchschnitten, so ist die Folge: a) Herabfallen des oberen Augenlides (Ptosis); b) Unbeweglichkeit des Augapfels; c) Schielen nach aussen; d) bei Thieren Hervortreten des Augapfels, deren M. retractor bulbi gelähmt ist; e) mässige Erweiterung der Pupille; f) Reaktionslosigkeit derselben auf Lichtreiz; g) Lähmung der Akkomodation des Auges (s. unten): das Auge bleibt auf die Ferne eingestellt.

Nach Valentin, Schiff, Cl. Bernard hat der Oculomotorius in der Schädelhöhle rekurrente Sensibilität, welche er beigemengten Trigeminusfasern verdankt.

Nervus trochlearis.

Der N. trochlearis entspringt jederseits aus einem grauen Kerne, der unter dem Aequaeductus Sylvii liegt, und gelangt zu dem M. obliquus superior, den er motorisch versorgt.

Die Durchschneidung oder Lähmung des N. trochlearis zeigt keine besonderen Veränderungen in der Stellung des Augapfels, lässt man aber den Patienten Drehungen des Kopfes ausführen, so macht das Auge, welches im normalen Zustande frei beweglich ist und bei Kopfdrehungen seine primäre Stellung festhalten kann, die Drehung mit. Ausserdem fühlt das Individuum Sehstörungen, denn es sieht Doppelbilder, welche schräg übereinander stehen, und die, wenn der Kopf auf die gesunde Seite geneigt wird, sich einander nähern, aber sich entfernen, wenn der Kopf auf die andere Seite geneigt wird. Die Gründe dafür s. unten.

Nervus abducens.

Derselbe entspringt aus einem grauen Kern der Rautengrube und verläuft zum M. rectus externus oculi, den er motorisch innervirt.

Bei Lähmung des N. abducens beobachtet man Schielen des Auges nach innen.

Nervus facialis.

Der Antlitznerv, der unter dem Boden des vierten Ventrikels aus dem Facialiskern entspringt, führt: 1) vorwiegend motorische Nerven, mit denen er besonders die mimischen Gesichtsmuskeln versorgt, nämlich a) die Muskeln der Stirn, b) den M. orbicularis des Auges und den M. corrugator supercilii, c) die Muskeln der Nase, wodurch er, da bei jeder Inspiration die Nasenlöcher erweitert werden, in indirekter Beziehung zu den Athembewegungen steht, d) die kleinen Muskeln der Wange, e) den M. orbicularis des Mundes, f) die Muskeln des Kinnes, g) die Muskeln des äusseren Ohres und durch einen bald unterhalb des Ganglion geniculi abgehenden Zweig den M. stapedius, h) einige Kaumuskeln, nämlich den M. buccinator, den hinteren Bauch des M. digastricus, den M. stylohyoideus und den latissimus colli, i) Muskeln des Gaumensegels und zwar die Mm. levator palati mollis und azygos uvulae; die Fasern verlassen den N. facialis am Ganglion geniculi, gelangen durch den N. petrosus superficialis major (Theil des N. Vidianus) in das Ganglion spheno-palatinum und von hier durch die Nn. palatini descendentes zu den Muskeln des Gaumensegels. 2) Sekretorische Nerven: a) innerhalb des Fallopi'schen Kanals verlässt der N. facialis die Chorda tympani, läuft durch die Trommelhöhle und verlässt dieselbe durch die Fissura Glaseri, um sich unter spitzem Winkel in den N. lingualis (Ast des N. trigeminus) einzusenken, den sie später wieder verlässt, um in das Ganglion submaxillare und von da zu der Unterkieferspeicheldrüse zu gehen.

Ihre Reizung ruft lebhafte Speichelsekretion hervor; b) Sekretionsnerven für die Parotis, die aus dem N. facialis durch den N. petrosus superficialis major in das Ganglion oticum und von diesen durch den N. auriculotemporalis zur Parotis gelangen (s. S. 156).

Sensible Nerven, welche ihm vom N. trigeminus und N. vagus zugeführt werden. Innerhalb der Schädelhöhle ist der N. facialis nicht sensibel, doch wird er es bei seinem Austritt aus dem Foramen stylomastoideum, denn seine Durchschneidung an dieser Stelle ruft Schmerzensäusserungen hervor: er muss also innerhalb des Verlaufes durch den Fallopi'schen Kanal sensible Fasern aufgenommen haben und zwar durch den N. petrosus superficialis major aus dem N. trigeminus; denn wird letzterer in der Schädelhöhle durchschnitten, so erregt die Durchschneidung des N. facialis bei seinem Austritt aus der Schädelhöhle keine Schmerzen mehr. Beim Durchschneiden des N. facialis im Gesicht zeigt er sich noch empfindlicher (Magendie); es müssen ihm demnach im Gesicht nochmals sensible Nerven zugeführt worden sein und zwar vom N. vagus durch den Ramus auricularis N. vagi und vom Halsgeflecht durch den N. auricularis major.

Bei seinem langen intrakraniellen Verlaufe kommen Lähmungen des N. facialis häufig vor und werden bald erkannt, da sie sehr auffallende Erscheinungen verursachen, die nach dem Orte, wo die Lähmungsursache vorhanden ist, ob innerhalb des Schädels oder ausserhalb desselben, verschieden sein müssen. Sei etwa eine einseitige, centrale Lähmung vorhanden, so treten Störungen ein a) im Gesichtsausdruck: die eine Gesichtshälfte ist vollkommen gelähmt und nach der gesunden Seite hinübergezogen: die Stirn ist glatt und faltenlos, der Schluss des Auges ist unmöglich (Lagophthalmus), ebenso ein Spitzen des Mundes, wie es zum Pfeifen erforderlich ist, Anomalien, die noch besonders hervortreten, wenn der Patient lacht; b) in der Athmung: die bei der Inspiration normaler Weise eintretende Erweiterung der Nasenlöcher fällt weg, ohne aber beim Menschen zu sichtbaren Athemstörungen Veranlassung zu geben; dagegen sollen Pferde, deren Nase die Knorpel fehlen, und die nur durch die Nase athmen, nach doppelseitiger Durchschneidung des N. facialis asphyktisch zu Grunde gehen (Cl. Bernard); c) beim Kauen: da der M. buccinator ebenfalls vom N. facialis versorgt wird, gerathen die Speisen beim Kauen zwischen die Zähne und die Backen, sodass die Bildung des Bissens erschwert ist; der Patient pflegt mit dem Finger nachzuhelfen; d) der Sprache, aber nicht regelmässig: es stellt sich nämlich das Zäpfchen schief und und zwar meistentheils nach der gesunden Seite; e) der Speichelsekretion, welche vermindert ist, da der gewöhnlich von der Mundhöhle ausgelöste Reflex auf die Chorda tympani wegen Unterbrechung der motorischen Leitung nicht mehr zur Wirkung gelangen kann; f) im Gehör, namentlich eine schmerzhafte Empfindlichkeit gegen stärkere Geräusche, welche durch das Schlottern des Steigbügels, dessen Muskel gelähmt ist, hervorgerufen sein soll; g) im Geruch, welcher oft geschwächt erscheint, weil die Nasenfügel sich nicht erweitern können, um den Riechstoff ungehindert zu den Ausbreitungen des N. olfactorius gelangen zu lassen; i) im Gesichtssinn: solche können vorhanden sein, fehlen aber ebenso häufig. Wenn sie eintreten, so ist die Ursache eine indirekte und beruht auf der Schliessungsunfähigkeit des Auges, dessen Cornea allen mechanischen Schädlichkeiten ausgesetzt ist, welche leicht zu Entzündungen führen.

Befindet sich der Sitz der Lähmung des N. facialis an seiner Austrittsstelle aus dem Schädel, wie sie in Folge von Kompression durch Geschwülste dieser Gegend vorkommen, so fehlen alle die Lähmungserscheinungen, welche auf Rech-

nung der Nervenzweige zu setzen sind, die den Stamm innerhalb seines Verlaufes im Canalis Fallopiae bis zu seinem Ursprung im 4. Ventrikel verlassen.

Durchschneidet man bei Thieren, Hund, Katze, Kaninchen, auf der einen Seite den N. facialis, so erscheint die Mundspalte mit der Schnauze nach der gelähmten Seite verzogen. Dauert die Lähmung längere Zeit, so werden namentlich bei jungen Thieren die Muskeln der gelähmten Seite atrophisch und die Schädelknochen verkrümmt (Brown-Séquard). Die Verkrümmung der Knochen und die Atrophie der Muskeln wird von Brücke bestätigt, die Verzerrung des Gesichtes, sogleich nach der Durchschneidung des Nerven, findet nach Brücke, wie beim Menschen, nach der gesunden Seite hin statt; erst später, besonders bei jungen Thieren, verzieht sich das Gesicht nach der gelähmten Seite. Brücke erklärt, dass durch den weniger lebhaften Blutverkehr in den gelähmten Muskeln das Wachsthum derselben zurückbleibt und dieselben so verkürzt werden, dass, wenn die Muskeln der anderen Seite unthätig sind, sie das Gesicht nach ihrer Seite ziehen müssen. Derselbe Zug kann nun auch während des Wachsthums auf die Knochen gewirkt und ihre Verkrümmung herbeigeführt haben.

Die Verziehung der Mundspalte beim Menschen nach einseitiger Lähmung des N. facialis ist bisher nicht anders zu erklären, als durch den Wegfall des Tonus (s. unten) der Muskeln auf der gelähmten Seite, wodurch die Muskeln der anderen Seite das Uebergewicht bekommen und jenen Zug ausüben.

Nervus trigeminus.

Der n. trigeminus, welcher motorische und sensible Fasern führt, entspringt mit zwei Wurzeln, von denen die kleinere, die motorische, in einem grauen Kerne, der am Boden des 4. Ventrikels liegt, entsteht, während die grössere, die sensible, welche das Ganglion Gasseri bildet durch die ganze Med. oblong. bis an die untere Grenze der Oliven herabsteigt und auf diesem Wege Verbindungen mit Ganglienzellen eingeht, durch welche sie mit den im verlängerten Mark gelegenen grauen Kernen der nn. facialis, glossopharyngeus, vago-accessorius und hypoglossus in Verkehr tritt.

Die im Trigeminus verlaufenden Nerven sind:

1) Sensible; er ist Empfindungsnerv für a) die dura mater (durch den n. tentorii vom ram. primus und die nn. recurrentes vom r. sec.), b) das ganze Gesicht, c) die Augenhöhle und den Augapfel, d) die Nasenhöhle, e) die Mundschleimhaut, den vorderen Theil der Zunge, den harten Gaumen und die Zähne, f) die Vorderfläche des äusseren Ohres und den äusseren Gehörgang.

2) Motorische; er versorgt a) die Kaumuskeln: die mm. masseter, temporalis, beide pterygoidei, mylohyoideus und digastricus anterior, b) den Tensor palati mollis und c) den Tensor tympani.

3) Sekretorische, indem er beim Menschen die Thränendrüse, bei Thieren ebenso die Orbitaldrüse zur Thätigkeit anregt.

4) Tast- und Geschmacksnerven für die Zunge; erstere Funktion wird einstimmig von allen Beobachtern dem r. lingualis n. trigemini zu-

geschrieben, über letztere Funktion sind die Ansichten getheilt, doch ist wahrscheinlich, dass der N. trigeminus die Geschmacksempfindung von „Süss und Sauer“ vermittelt.

5) Irisbewegende Nerven; die allgemein anerkannte und bei jeder Trigeminusdurchschneidung zu beobachtende Thatsache ist die, dass bei Kaninchen und Hasen auf die Durchschneidung des n. trigeminus in der Schädelhöhle die Pupille sich sofort stark verengert, aber bald zu ihrer normalen Weite zurückkehrt und auf Lichtreiz empfindlich ist. Diese Verengerung tritt bei Kaninchen nach SCHIFF auch ein, wenn die Durchschneidung vor dem GASSER'schen Ganglion gemacht wird. Bei Meerschweinchen, Hunden, Katzen und Vögeln ist die Trigeminusdurchschneidung von einer Verengerung nicht begleitet (VALENTIN).

Die Verengerung der Pupille bei Kaninchen und Hasen nach der Durchschneidung des N. trigeminus kann entweder auf einer reflektorischen Erregung des im N. oculomotorius vorhandenen Sphincter pupillae oder auf verengernden Fasern beruhen, die im N. trigeminus selbst verlaufen. Dagegen hat GRÜNHAGEN die Verengerung noch bei atropinisirtem Auge, in welchem nachweisbar durch das Atropin der Sphincter gelähmt ist, eintreten sehen, sodass die reflektorische Erregung ausgeschlossen ist, aber auch das Vorhandensein von direkt verengernden Fasern wird sehr unverständlich, da ihre Enden doch im Sphincter zu suchen und ungelähmt waren, obgleich die Enden eines zweiten Nerven (N. oculomotorius) in demselben Muskel gelähmt sind. Eine genügende Erklärung für die Verengerung der Pupille nach der Trigeminusdurchschneidung ist deshalb vor der Hand noch nicht möglich.

6) Gefässnerven und zwar für das Auge, das Zahnfleisch, den Unterkiefer und den Boden der Mundhöhle (SCHIFF).

7) Fasern, welche Reflexbewegungen auslösen und zwar a) den Schluss der Augenlider auf Reizung des Auges, b) das Niesen durch Reizung der Nasenschleimhaut, und c) Schlingbewegung auf mechanische Reizung des weichen Gaumens, wohin Fasern vom zweiten Aste des N. trigeminus gelangen.

Auch von den Ciliarnerven und anderen Körpergegenden her kann das Niesen hervorgerufen werden, denn nur diese Annahme erklärt das Niesen, wenn man in die Sonne sieht, oder wenn andere Ursachen auf beliebige Punkte des Körpers einwirken. Da aber dem Niesen jedesmal ein Kribbeln in der Nase vorhergeht, so ist es wahrscheinlich, dass durch Mitempfindung die zur Nasenschleimhaut verlaufenden Nervenfasern die reflektorische Bewegung des Niesens auslösen, während die primäre Ursache anderswo einwirkt (BRÜCKE).

8) Fasern, welche Reflexabsonderung hervorrufen, nämlich Speichel- und Thränenabsonderung, die im ersten Falle durch Reizung der Zungenschleimhaut, im anderen Falle durch Reizung der Nasenschleimhaut und der Conjunctiva des Auges ausgelöst werden.

Die Durchschneidung des N. trigeminus in der Schädelhöhle, die von Kaninchen nur um einige Tage überlebt wird, ruft 1) sofort hervor: a) Gefühllosigkeit der ganzen Gesichtshaut, des Auges, der Nasen- und Mundhöhle, sodass die Einwirkung von Reizen weder Lidschluss noch Niesen erzeugt und die Thiere sich in

die gefühllose Zunge und Lippe beissen; b) Störungen der Kaubewegungen: bei einseitiger Durchschneidung weicht der Unterkiefer nach der gelähmten Seite hin ab, und die Zähne werden nach derselben ganz schief abgeschliffen, sodass sie an ihrer Innenseite spitz sind und leicht die unempfindliche Zungen- und Mundschleimhaut blutig reissen; c) Gefässlähmung des Gesichtes, des Auges, der Nasen- und Mundhöhle. 2) treten späterhin, nach einigen Stunden schon beginnend, folgende Störungen auf: a) Abschuppung des Epithels der Cornea (daneben die Hyperämie), Geschwürsbildung und vollständige Vereiterung des Auges (Panophthalmie); b) Geschwürsbildung an der Mundschleimhaut (Magendie).

Die Erklärung der verheerenden Augenentzündung wurde in folgender Weise versucht: Nach Schiff entsteht die Entzündung dadurch, dass das Auge die aus der Luft anfliegenden festen Partikelchen, weil es dieselben nicht fühlt, von der Cornea durch reflektorischen Schluss der Augenlider nicht mehr abhält, und jene auf dem durch die Hyperämie sehr günstigen Boden schnell als Entzündungserreger wirken (neuroparalytische Entzündung). Dagegen ist zu erwähnen, dass andere hyperämisch gewordene Organe, z. B. das Ohr, nach Durchschneidung des Sympathicus trotz äusserer Schädlichkeiten niemals in Entzündung übergehen. Einen anderen Weg betrat H. Snellen (1857), der von der Ansicht ausgehend, dass es nur die festen an der Cornea haftenden Partikelchen sind, welche die Entzündung hervorrufen, das Ohr des Kaninchens vor das Auge der operirten Seite nähte. Die Entzündung wurde zwar verzögert, trat aber später doch noch ein. Ferner zeigte er, dass ein unter die zugenähten Augenlider gebrachter Fremdkörper die gleiche Entzündung in dem ganz gesunden Auge hervorbringe. Meissner und Büttner wussten die Entzündung vollkommen aufzuhalten, wenn sie einen festen Schutz, der aus einer, aus steifem Leder gebildeten Kapsel bestand, vor das operirte Auge befestigten; indess sie schlossen, dass, wenn die Entzündung auch traumatischer Natur sei, doch noch eine „verminderte Widerstandsfähigkeit“ des Auges durch die Lähmung von im trigeminus verlaufenden „trophischen Nerven“ vorhanden wäre. Die wahre Ursache der Entzündung besteht darin (Senftleben), dass das gefühllose Auge gegen die Kanten der Behälter stösst, wodurch eine cirkumskripte Nekrose der Cornea entsteht, die als Entzündungsreiz wirkt und eben jene Entzündung, die zur Vereiterung führt, hervorruft. Wird nun ein Schutz in Gestalt eines durchbrochenen Drahtgitters (Pfeifendeckel) vor das Auge befestigt, so bleibt die Entzündung nach der Trigeminusdurchschneidung aus. Die Annahme von trophischen Nerven erscheint demnach überflüssig.

Nervus glossopharyngeus.

Er entspringt vom Boden der Rautengrube, nach aufwärts vom Vaguskern; seiner Funktion nach ist er besonders

1) Geschmacksnerv und zwar für den hinteren Theil der Zunge, während im vorderen Theil derselben der N. lingualis die Geschmacksempfindungen vermittelt, doch ist die Qualität der Empfindung bei beiden verschieden: der N. glossopharyngeus vermittelt nur den bittern Geschmack, während der N. lingualis besonders für „sauer und süss“ empfindlich ist, aber dadurch, dass dem N. lingualis Fasern vom N. glossopharyngeus zufliessen, vermag auch die Zungenspitze „bitter“ zu schmecken.

2) Bewegungsnerv für die Mm. stylopharyngeus, constrictor pharyngis medius, levator palati mollis und azygos uvulae.

3) Empfindungsnerv für die Zungenbasis, die vordere Fläche des Kehldeckels, den Arcus glossopalatinus und den weichen Gaumen, für die Tonsillen, die Tuba Eustachii und die Trommelhöhle.

4) Vermittelt er Reflexe; besonders führt seine Erregung zu reichlicher Speichelabsonderung sowie Reizung am Zungengrunde zu Brechbewegungen.

Die Schmeckbecher, eigenthümliche Endorgane des N. glossopharyngeus an den Papillae vallatae und foliatae sind etwa vier Monate nach der Durchschneidung des Nerven vollkommen oder fast vollkommen verschwunden, und an ihre Stelle ist gewöhnliches Plattenepithel getreten, woraus der immer noch fraglich gewesene Zusammenhang zwischen N. glossopharyngeus und Schmeckbechern faktisch erwiesen zu sein scheint (v. VINTSCHGAU und HÖNIGSCHMIED).

Nervus hypoglossus.

Dieser Nerv ist der eigentliche Bewegungsnerv der Zunge und enthält demnach

1) Motorische Fasern für sämmtliche Zungenmuskeln und einige Nachbarmuskeln, nämlich die Mm. styloglossus, hyoglossus, genioglossus, lingualis, thyreohyoideus, sternohyoideus und omohyoideus (ECKHARD); die drei letzteren erhalten ihre Nerven durch den Ramus descendens n. hypoglossi.

2) Sensible Fasern, welche ihm selbst nicht angehören, sondern ihm durch seinen R. descendens, der mit der ersten Ansa cervicalis eine Anastomose eingeht, und aus dem N. vagus oder trigeminus (LUSCHKA) zugeführt werden. Die Folge dieses Eintrittes sensibler Elemente in die Zunge im N. hypoglossus zeigt sich darin, dass nach Durchschneidung des N. trigeminus die Oberfläche der Zungenspitze zwar unempfindlich ist, dass aber beim Kneifen der Zungensubstanz selbst, durch eine Zange oder dgl., das Thier noch Schmerzensäusserungen wahrnehmen lässt.

3) Vasomotorische Fasern für die Zunge.

Durchschneidung des N. hypoglossus führt a) zu Sprachstörungen, b) zu Bewegungsstörungen der Zunge; ist die Durchschneidung der Zungennerven eine doppelseitige, so hören alle willkürlichen Bewegungen der Zunge auf. Nach einseitiger Durchschneidung des Hypoglossus wendet sich die Zunge, wenn sie aus dem Munde hervorgestreckt wird, nach der gelähmten Seite, dagegen beim Zurückziehen in die Mundhöhle nach der gesunden Seite hin. Der Grund ist der, dass beim Zurückziehen der Zunge sich die Längsfasern zusammenziehen, die Zunge also auf der gesunden Seite kürzer wird, somit auch nach dieser Seite sich wenden muss; beim Herausstrecken gerathen die Querfasern der Zunge in Aktion, verschmälern und verlängern die Muskeln der gesunden Seite, sodass sich die Zunge nach der gelähmten Seite wenden wird.

Der Hypoglossus als Gefässnerv zeigt nach SCHIFF ein sehr merkwürdiges

Verhalten. Seine Durchschneidung führt zur Gefässerweiterung erst, wenn vorher der N. lingualis durchschnitten worden war, und umgekehrt. Den Grund dafür sucht SCHIFF in dem Umstande, dass die Gefässnerven der Zunge aus zahlreichen, mikroskopischen Ganglien stammen, welche ihre Aeste sowohl aus dem Hypoglossus als aus dem lingualis beziehen.

Nervus accessorius WILLISII.

Dieser Nerv entspringt zum Theil aus dem verlängerten Marke, zum grösseren Theile bezieht er aber seine Wurzeln aus dem Halsmark bis zum 7. Halswirbel hinunter. Noch innerhalb des Foramen jugulare theilt er sich in einen vorderen (oder inneren) und hinteren (oder äusseren) Ast; der letztere gelangt zum N. sternocleidomastoideus, den er, nachdem er ihm Aeste abgegeben hat, durchbohrt, um sich endlich im M. cucullaris zu verzweigen, während der vordere Ast sich in den n. vagus einsenkt und sich mit demselben vollkommen vermischt, mit dem zusammen er auch abgehandelt werden soll.

Nervus vagus.

Der Vagus entspringt am Boden der Rautengrube in den alae cinereae, von wo aus Verbindungen nach den verschiedensten Punkten, wie z. B. zum Athemcentrum u. a., stattfinden müssen, obgleich sie anatomisch noch nicht nachgewiesen werden konnten. Der Vagus ist von allen Hirnnerven derjenige, welcher den meisten Funktionen vorsteht; er führt

1) Bewegungsnerven für a) die mm. constrictor phargyngis superior, medius und inferior, b) den Oesophagus, c) die Muskeln des weichen Gaumens: levator veli palati, azygos uvulae und m. pharyngostaphylinus; d) den m. cricothyreoideus durch den laryngeus superior und die übrigen Kehlkopfmuskeln durch den n. recurrens (s. oben S. 277); e) für den Magen und den oberen Theil des Dünndarms (s. oben S. 152 und 154), der auch von anderen Seiten motorische Nerven erhält.

2) Hemmungsnerven und zwar den von ED. WEBER (1845) entdeckten Hemmungsnerven für das Herz (vgl. oben S. 52).

Reisst man nach CL. BERNARD den n. accessorius mit seinen Wurzeln heraus, so überzeugt man sich, dass die Nerven des Kehlkopfes wie die des Halsoesophagus und der Hemmungsnerv für das Herz aus dem inneren (s. oben) Aste des n. accessorius stammen, während die übrigen motorischen Nerven des n. vagus ihm selbst angehören.

3) Sensible Nerven: a) für den Schlund, den Oesophagus und den Magen; b) für den Kehlkopf, die Luftröhre, die Bronchien und Lungen.

4) Gefässnerven für den Magen und Dünndarm (ROSSBACH und QUELLENHORST).

5) Fasern, welche Reflexbewegungen und Reflexhemmungen vermitteln: a) Brechbewegungen auf Reizung der Schleimhaut des Schlundes, b) Schluckbewegungen auf Reizung des N. laryngeus superior (der n. laryngeus inferior wirkt ebenso nur bei Herbivoren, c) Reizung des centralen Stumpfes vom n. laryngeus superior führt zu Stillstand der Athembewegungen in Exspiration und zu Verschliessung der Stimmbänder (Rosenthal); d) Reizung des centralen, am Halse durchschnittenen Vagusstumpfes vermehrt die Athemfrequenz, bis bei starken Reizen Stillstand in Inspiration eintritt (L. Traube); bei Hunden erfolgen gleichzeitig heftige Brechbewegungen; e) Reizung der Schleimhaut des Kehlkopfes, der Luftröhre, besonders der Bifurkationsstelle (Nothnagel) löst Husten aus, ebenso der Schleimhaut der Bronchien, doch erst wenn eine Summe von Reizen hintereinander wirken, sodass bei Anwesenheit von Fremdkörpern in den Bronchien nur periodische Hustenstösse erfolgen (Kaninchen vermögen weder zu husten noch zu brechen); f) Reizung der Zungenwurzel, besonders der beiden Falten neben dem Kehldeckel, wohin ein kleiner Ast vom n. laryngeus superior gelangt, verursacht ebenfalls Husten; g) ebenso Reizung des tiefsten Theiles des äusseren Gehörganges, wo sich der n. auricularis n. vagi verbreitet; h) auf direkte Reizung des Herzens sah Goltz in den Beinen des Frosches Reflexbewegungen auftreten, die nach Durchschneidung beider vagi nicht mehr hervorgerufen werden konnten, bei jungen Katzen wurde diese Reflexbewegung nach Trennung der vagi nicht aufgehoben; i) Reizung des ramus auricularis n. vagi führt zu reflektorischer Erweiterung der Ohrgefässe (Snellen, Lovén).

6) Fasern, welche Reflexsekretionen anregen; durch Reizung der Vagusenden im Magen soll die Speichelsekretion vermehrt werden.

7) Der n. depressor, der zuerst am Kaninchen aufgefunden wurde, wo er mit zwei Wurzeln aus dem Winkel, den der n. laryngeus superior mit dem n. vagus bildet, von den beiden Nerven als Ramus cardiacus n. vagi entspringt, am Hals herabsteigt, vom ganglion stellatum einige Fäden aufnimmt und zum Herzen gelangt. Reizung seines centralen Endes setzt den Blutdruck herab (s. S. 67).

Durchschneidet man beide laryngei superiores, so tritt a) geringe Abnahme der Athemfrequenz ein in Folge der Lähmung des n. cricothyreoideus (Sklarek); b) sensible Lähmung des Kehlkopfes, sodass der zufällige Eintritt von Mundflüssigkeit oder Futtertheilen durch reflektorischen Schluss der Stimmbänder nicht verhütet werden kann, ein Uebelstand, der zu chronischer Bronchopneumonie (Kaninchen) und weiterhin zum Tode führt (Friedländer). Nach Durchschneidung beider nn. recurrentes folgt a) Lähmung des Kehlkopfes und diese führt zu der gleichen chronischen Bronchopneumonie (Arnsperger, Traube u. A.), wie oben, weil der reflektorische Schluss der Stimmbänder unausführbar ist; der Eintritt von Fremdkörpern in die Luftwege ist hier dadurch noch begünstigt, dass die obere Hälfte

des Oesophagus, der seine Nerven aus dem n. recurrens erhält, gelähmt wird. b) Folgt Stimmlosigkeit beim Menschen, Hund und bei der Katze, nicht aber beim Kaninchen, wo die Stimme unverändert ist (Steiner). Durchschneidung beider nn. vagi am Halse hat zur Folge a) bedeutende Herabsetzung der Athemfrequenz (oben S. 94); b) Erhöhung der Pulsfrequenz (oben S. 52); c) Erschweren des Schlingens, Lähmung des Oesophagus und Beschränkung der Magenbewegungen; d) Tod des Thieres in verschiedener Zeit nach der Lähmung: Kaninchen nach 24 bis 30 Stunden, Hunde nach einem oder mehreren Tagen. Die Sektion zeigt ausnahmslos eine mehr oder weniger vorgeschrittene, akute Bronchopneumonie (Legallois [1812], Traube, Schiff u. A.). Diese Entzündung erklärte Schiff als „neuroparalytische“ Hyperämie, hervorgerufen durch Lähmung der irrthümlich von ihm im Vagus angenommenen Vasomotoren für die Lunge, und läugnete damit vollständig den Charakter dieser Erscheinung als Entzündung, der jetzt vollkommen anerkannt ist (Traube, Friedländer). Dagegen hatte Traube erklärt, dass die Entzündung hervorgerufen sei durch die in die Luftröhre und Lunge eindringende Mundflüssigkeit (Traube's „Fremdkörperpneumonie“), und er konnte die Entzündung verhindern, wenn er durch eine in die Luftröhre eingebundene Kanüle die Mundflüssigkeit vom Athmungsapparat abhielt. Bestätigt wurde diese Erklärung noch dadurch, dass Traube nach Durchschneidung beider nn. recurrentes und Unterbindung des Oesophagus dieselbe Pneumonie hat eintreten sehen. Ob die Pneumonie auch gleichzeitig die Ursache des stets eintretenden Todes ist, bleibt vorläufig noch unbeantwortet, doch ist sicher, dass der Tod aufgehalten wird, wenn man den Eintritt der Pneumonie verhindern kann, denn ein Kaninchen, dem beide Vagi am Halse durchschnitten waren, und das horizontal auf dem Rücken befestigt blieb, lebte nach 4 Tagen noch, da auch die Pneumonie nicht eingetreten war, weil die Mundflüssigkeit durch die Nasenlöcher nach aussen abfloss (Steiner).

Nn. olfactorius, opticus und acusticus.

Die nn. olfactorius, opticus und acusticus werden bei den Sinnen speziell abgehandelt. Hier sei nur der wichtigen Thatsache Erwähnung gethan, dass sowohl der adäquate, sowie künstliche Reize, welche den n. opticus oder acusticus treffen, die Athmung beschleunigen und die Herzbewegung verlangsamen (A. Christiani).

3. Die sympathischen Nerven.

Siehe weiter unten.

Zweites Kapitel.

Die Sinne.[1]

Allgemeines. Wie der motorische Nerv jeden ausreichenden Reiz mit einer Zuckung seines Muskels beantwortet, so folgt auf die Reizung eines sensiblen Nerven eine Empfindung, die ausschliesslich im Centrum, dem Empfindungscentrum, zu Stande kommt.

Die Empfindungen, welche auf diese Weise im Centrum hervorgerufen werden, sind, wie auch der Reiz beschaffen sein möge, immer ein und dieselben und ändern sich nur mit dem Nerven, der von dem Reize getroffen wird. Ist es der sensible Nerv im engeren Sinne des Wortes (s. unten), so entsteht auf jeden Reiz Schmerzempfindung; ist der gereizte Nerv der Sehnerv, so entsteht, mag der Reiz mechanischer, elektrischer oder anderer Natur sein, stets nur eine Lichtempfindung u. s. w.

Die Fähigkeit des Centrums, den Reiz eines sensiblen Nerven mit einer Empfindung zu beantworten, nennt man seine „spezifische Energie“.

Diese Empfindungen können zu „Vorstellungen“ oder zu „Wahrnehmungen“ führen, wenn sie durch die Thätigkeit des Grosshirns zu einem „Schlusse“ verwerthet werden. Dieser Schluss ist in der Regel ein unbewusster Schluss, weil er nicht ein Akt des bewussten Denkens, sondern der Erfahrung ist.

Man unterscheidet die Empfindungen in Allgemeinempfindungen (Gemeingefühl) und spezifische Empfindungen (Sinnesempfindungen). Zu den ersteren zählt der Schmerz, die Lust u. s. w.; zu den letzteren die Licht-, Schall- u. s. w. Empfindungen. Beiden Arten von Empfindungen ist aber gemeinsam, dass sie, obgleich, durchaus nur im Centrum entstanden, stets nach aussen, an die Peripherie oder den Ort verlegt wer-

---

[1] J. Bernstein. Die fünf Sinne des Menschen. Internat. Wissenschaftliche Bibliothek. Bd. 12. 1875. Physiologie der Sinnesorgane. L. Hermann's Handbuch der Physiologie. Bd. III. 1879.

den, wo die Ursache der Empfindung einwirkt. Daher empfindet man den Schmerz an irgend einer Körperstelle und sieht das Licht ausser sich, aber empfindet weder Schmerz, noch sieht Licht im Centrum selbst. Diese Thätigkeit des Centrums, die Empfindung „peripher zu lokalisiren“, erstreckt sich selbst auf den Fall, dass jener Reiz nicht mehr auf das periphere Ende des Nerven, sondern auf irgend einen Punkt im Verlaufe des Stammes einwirkt; jedesmal wird die Empfindung an die Peripherie verlegt. Man nennt diese Erscheinung das Gesetz von der „peripheren Lokalisation der Empfindung“ oder das Gesetz der „excentrischen Empfindung“. Die Empfindungen werden aber peripher nur dann lokalisirt, wenn sie zu Vorstellungen über den Ort geführt haben, wo die Ursache der Empfindung zur Wirkung gekommen ist.

Hierin liegt aber schon die Erklärung für die Fähigkeit der peripheren Lokalisation. Durch die Erfahrung lernt nämlich das Individuum, dass die Berührung einer gewissen Hautstelle jedesmal einer ganz bestimmten Empfindung entspricht; umgekehrt ist jetzt, schliesst das Individuum, eine bestimmte in ihm hervorgerufene Empfindung auf die Erregung einer ganz bestimmten Stelle der Hautoberfläche zurückzuführen, wohin dann auch die Empfindung verlegt wird. Die Macht der Gewohnheit und Erfahrung, die in dem Gesetze der excentrischen Empfindung ausgedrückt wird, ist so gross, dass selbst die Empfindungen, welche durch innere Reize (Reize, die direkt auf das Empfindungscentrum wirken) hervorgerufen sind, peripher lokalisirt zu werden pflegen. Dann entstehen Phantasmen und Halluzinationen, eingebildete Schmerzen an dieser oder jener Körperstelle, es werden Objekte gesehen oder Töne gehört, wo in Wahrheit keine vorhanden sind u. s. w.

Soviel Aehnlichkeit auch Gemeinempfindung und spezifische Empfindung, wie eben gezeigt, mit einander haben, so unterscheiden sie sich doch prinzipiell dadurch, dass die Gemeinempfindungen nur zu Vorstellungen führen können über Zustände des eigenen Körpers, während die spezifischen Empfindungen im Gegensatz nur Vorstellungen erzeugen von Vorgängen und Objekten ausser der Person, von den Dingen in der Aussenwelt. Die Ursache dieser Verschiedenheit der Auffassung liegt darin, dass an den peripheren Enden der Sinnesnerven sich unter irgend welchen Einflüssen eigenthümliche Endorgane entwickelt haben, die jedesmal nur durch einen ganz bestimmten Reiz erregt werden können, worauf dann die spezifische Empfindung des zugehörigen Centrums folgt. Man nennt diese Endorgane „Sinnesorgane“ und den spezifischen Reiz, durch den sie erregt werden, ihren „adäquaten Reiz“. So ist z. B. das Licht der adäquate Reiz für die Endausbreitung des Sehnerven, der Schall für die Endausbreitung des Hörnerven u. s. w.

Die Sinnesempfindungen bilden den Gemeinempfindungen gegenüber eine höhere Art von Empfindung. In ihnen spiegelt oder reflektirt sich gewissermaassen die Aussenwelt, und die so entworfenen Bilder benutzt die Seele, um aus ihnen die Aussenwelt zu konstruiren. So gelangt das Individuum zu einer Kenntniss der Umgebung, nicht wie sie wirklich ist, sondern wie sie sich in den Sinnescentren spiegelt, und wie diese Bilder von der Seele verwerthet werden. Die Vorstellung von der Aussenwelt hört auf, sobald in der Kette der Mechanismen von der Erregung bis zur Vorstellung ein Glied funktionsunfähig geworden ist.

§ 1. Der Gefühlssinn.

Der einfachste Sinn ist der Gefühlssinn, der sich aus dem Tast-, Orts-, Druck- und Temperatursinn zusammensetzt. In dem Gefühlsorgane, der Haut, besitzen die aus dem Gehirn und Rückenmark entspringenden, sensiblen Nerven verschieden geformte Enden, welche die auf die Haut wirkenden Erregungen aufzunehmen im Stande sind.

Die Enden der sensiblen Nerven sind 1) die Vater-Pacini'schen Körperchen, die sich im Unterhautbindegewebe der Hohlhand und der Fusssohle, ferner an den Geschlechtsorganen und Gelenken, sowie im Innern des Körpers (z. B. im Mesenterium der Katze) vorfinden. Sie sind eiförmig und bestehen aus konzentrisch angeordneten, durch einen Zwischenraum getrennten Bindegewebslamellen, von denen die innerste ein mit Flüssigkeit gefülltes Säckchen einschliesst, in welchem der eintretende, vorher marklos gewordene Nerv mit einer knopfförmigen Anschwellung endet. 2) Die Nervenendkolben (Krause), welche in der Conjunctiva, in der Zunge, im weichen Gaumen, in den Lippen und in der Schleimhaut der Glans penis et clitoridis vorkommen. Sie erscheinen als kugelförmige Bläschen, deren Hülle bindewebiger Natur ist, und in deren flüssigem Inhalt sensible Nervenfasern zugespitzt endigen. 3) Die Tastzellen (Merkel) und Tastkörperchen (Wagner und Meissner). Die Tastzellen sind blasenförmige Zellen mit blassem Kerne, ähnlich den Zellen der Spinalganglien, die der Oberfläche der Haut parallel an den tiefsten Schichten des Rete Malpighi oder dicht unter demselben in der Spitze der Hautpapillen liegen und mit je einer sensiblen Nervenfaser so verbunden sind, dass das Neurilemm in die Hülle der Zelle übergeht, während sich der Axencylinder in die Zellsubstanz auflöst. Tritt die eine Nervenfaser in zwei benachbarte Tastzellen ein, so entsteht die Zwillingstastzelle. Sind mehr als zwei Tastzellen in einer Hülle vereinigt, so bildet sich ein einfaches Tastkörperchen mit je einer dunkelrandigen Nervenfaser, die zwischen die Zellen eindringt und in jede ein zartes Aestchen abgiebt. Mehrere einfache Tastkörperchen zusammengesetzt ergeben ein zusammengesetztes Tastkörperchen. Die Tastzellen sind bei Vögeln in der Zunge und im Schnabel gefunden worden, beim Säugethier im Schweinsrüssel. Die Tastkörperchen finden sich äusserst zahlreich an der Volarseite der Fingerspitzen, in der Hohlhand und Fusssohle. Sie erscheinen als länglich ovale Zapfen, in welche eine oder mehrere Nervenfasern eintreten, und auf denen man hell glänzende, unregelmässige Querstreifen unterscheidet, welche wahrscheinlich als die Grenzen der Tastzellen zu betrachten sind, die aufeinanderliegend das Tastkörperchen zusammensetzen. 4) Die

Nervenendknöpfchen, welche die Enden der sensiblen Corneanerven darstellen. Diese letzteren gelangen in das Epithel der Cornea, treten durch dasselbe, um auf der freien Oberfläche oder im Epithel selbst mit knopfförmigen Anschwellungen zu enden.

Der Tastsinn. Der Tastsinn bezeichnet die Fähigkeit der Haut, durch Betasten die Form eines Gegenstandes zu erkennen. Dem Tastsinne dienen die sämmtlichen sensiblen Hautnerven und der Tastnerv der Zunge, der n. lingualis des Trigeminus. Den adäquaten Reiz für den Tastsinn bilden einfache Berührungen der Haut: Druck, Zug u. s. w. die eine gewisse Höhe nicht übersteigen dürfen, weil sie sonst Schmerz (Gemeingefühl s. unten) hervorrufen. Das Tastvermögen der Haut ist an den verschiedenen Punkten sehr ungleich. Am meisten entwickelt erscheint es da, wo die Tastkörperchen am zahlreichsten vorhanden sind, also an den Fingerspitzen und der Zunge; diese Beobachtung entspricht auch der täglichen Erfahrung, die uns für feine Unterschiede des Tastens auf jene beiden Organe hinweist.

Die Tastempfindung ist keine einfache Empfindung, sondern stets mit einer Druck- und Temperaturempfindung verbunden. Bei der Betastung irgend eines Objektes hat man nicht allein die Tastempfindung, sondern empfindet auch einen Druck, den jenes Objekt auf die Haut ausübt, und in geeignetem Falle auch eine Temperaturempfindung. Dazu gesellt sich jedesmal ein Urtheil über den Ort, wo jene Erregungen stattgefunden haben, in Folge des Ortssinnes.

Der Ortsinn. Der Ortssinn besteht in der Fähigkeit den Ort der Berührung zu bestimmen: Wird nämlich irgend ein Punkt der Haut mit einem Stecknadelkopf oder einer Zirkelspitze leicht berührt, so empfindet die Haut nicht allein diese Berührung, sondern vermag sie auch sicher zu lokalisiren und den Ort der Berührung anzugeben.

Um die Feinheit des Ortssinnes zu prüfen, schlug E. H. Weber folgendes Verfahren ein: er setzte die beiden etwas abgestumpften Spitzen eines Zirkels in einem gewissen Abstande von einander auf eine Hautstelle der Versuchsperson auf, die bei geschlossenen Augen anzugeben hat, ob sie die Berührung der beiden Spitzen getrennt empfindet, oder ob sie zu einer Empfindung zu verschmelzen scheinen. Bei der auf diese Weise ausgeführten Untersuchung der Haut ergab sich nun, dass 1) bei einem gewissen Abstande jedesmal die beiden Zirkelspitzen nur eine Empfindung hervorgerufen, und dass 2) ihr Abstand auf verschiedenen Hautstellen verschieden gross gewählt werden muss, um zu einer Empfindung zu verschmelzen. Die Grösse des Abstandes der beiden Zirkelspitzen misst die Feinheit des Ortssinnes, der um so entwickelter erscheint, je geringer die Entfernung der beiden Zirkelspitzen gewählt werden kann, um noch gesondert empfunden zu werden. Den feinsten

Ortssinn besitzt die Zungenspitze, wo schon 1 Mm. Entfernung der beiden Zirkelspitzen eine doppelte Empfindung giebt. Es folgt die Volarseite der Fingerspitzen mit 2 Mm.; nach dem Handgelenk hin nimmt der Ortssinn stetig ab, ist aber auf der Volarseite feiner, als auf der Dorsalseite, wo 4—5 Mm. kaum eine doppelte Empfindung erzeugen. Im Gesicht ist der Ortssinn am grössten auf den Lippen mit 4 Mm., die übrigen Punkte der Gesichtshaut sind viel weniger empfindlich. Am geringsten ist der Ortssinn der Rückenhaut, wo 40—60 Mm. häufig nicht ausreichen, um eine doppelte Empfindung zu erhalten. An den Armen und Beinen nimmt der Ortssinn mit der Entfernung vom Rumpfe und der Beweglichkeit der Theile zu; endlich ist die Empfindlichkeit auf der Beugeseite grösser, als auf der Streckseite.

Misst man für irgend eine Hautstelle genau die Entfernung, in welcher die beiden Zirkelspitzen eben noch zu einer Empfindung verschmelzen, und führt diese Messung nach allen Richtungen aus, so erhält man für diese Kreisstelle eine nahezu kreisförmige Figur, innerhalb welcher zwei gleichzeitig berührte Punkte stets nur eine Empfindung geben. Man nennt diese Figuren Empfindungskreise (J. Bernstein), die nach dem Obigen an den verschiedenen Hautstellen sehr verschiedene Grösse werden besitzen müssen. Durch Uebung werden die Empfindungskreise bedeutend verkleinert, und man findet sie daher bei Blinden, die in Ermangelung des Gesichtssinnes sich sehr viel des Tastsinnes bedienen, sehr klein.

Als einfachste Vorstellung für die Erklärung der einfachen Empfindung zweier gesonderter Erregungen innerhalb eines Empfindungskreises erscheint die Annahme, dass eine vom Hirn zur Haut gelangende sensible Nervenfaser innerhalb eines Empfindungskreises ihre gesammte Endausbreitung besitzt, die immer nur, wie viele derselben auch gleichzeitig erregt werden, eine Empfindung geben. Gegen diese einfache anatomische Erklärung spricht 1) die Thatsache, dass die Empfindungskreise durch Uebung sich verkleinern, und 2) die Beobachtung, dass wenn man zwei Punkte aus zwei benachbarten Empfindungskreisen, deren Entfernung kleiner ist, als der Durchmesser eines Empfindungskreises, mit zwei Zirkelspitzen berührt, auch nur eine Empfindung entsteht, obgleich die beiden Punkte in zwei verschiedenen Empfindungskreisen liegen. Daher nimmt Weber an, dass jeder dieser Empfindungskreise aus etwa sechseckigen, mosaikartig angeordneten Feldern besteht, und dass in jedem dieser Mosaikfelder („Tastfeld“) sich der Endbezirk einer Nervenfaser befindet. Damit nun zwei Eindrücke doppelt empfunden werden, müssen nach Weber zwischen den erregten Punkten eine gewisse Anzahl unerregter Tastfelder liegen, und die Zwischenlagerung dieser letzteren ist es, die im Gehirn das Bewusstsein hervorbringen, dass es sich um

zwei getrennte Punkte der Haut handelt. Gleichzeitig bietet die Zahl der zwischen den beiden erregten Punkten unerregt gebliebenen Nervenfasern dem Gehirn einen Maassstab für die Entfernung der beiden berührten Punkte.

Ursprünglich waren es die Tastfelder, welche nach Weber den Namen der Empfindungskreise führten. Diese Bezeichnung ist ihnen später genommen und von J. Bernstein auf die oben bezeichneten kreisförmigen Figuren übertragen worden, innerhalb welcher zwei gleichzeitig wirkende Eindrücke zu einer Empfindung verschmelzen, während Weber's Empfindungskreise den Namen der Tastfelder erhalten haben.

Aus der eben vorgetragenen Annahme, nach welcher die Ortsunterscheidung der Haut in das Gehirn verlegt wird, lassen sich alle bekannten Erscheinungen genügend erklären, namentlich auch die schon erwähnte Thatsache, dass die Empfindungskreise durch Uebung sich verkleinern, indem nämlich das Gehirn allmälig lernt, schon zwei Punkte räumlich von einander zu trennen, zwischen denen eine geringere Zahl unerregter Tastfelder liegt.

Der Ortssinn der Haut erklärt sich in ähnlicher Weise, wie die excentrische Empfindung. Die Erregungen werden von der Haut in isolirten Bahnen zum Gehirn geleitet, das durch Erfahrung unterscheiden lernt, auf welcher Bahn die Erregung zugeleitet wird und die ganze Empfindung in die gereizte Hautstelle versetzt. Das Gehirn erhält durch die Erfahrung gewissermassen ein Bild von der gesammten Körperoberfläche, auf der es bestimmte „Lokalzeichen" unterscheidet, die mit entsprechenden Punkten im Gehirn in leitender Verbindung stehen. Daher wird die Orientierung auf der Haut nur so lange vollkommen sein, als jene Lokalzeichen ihre Plätze nicht verändern. Es treten aber sofort Täuschungen auf, sobald dieselben ihren Platz wechseln. Eine sehr interessante hierhergehörige Täuschung ist der „Versuch des Aristoteles". Kreuzt man den Mittelfinger über den Zeigefinger und betastet mit den so gekreuzten Fingern eine Erbse oder die Nasenspitze, so bekommt man die Vorstellung von zwei Erbsen oder zwei Nasenspitzen. Die Erklärung dieses Irrthums folgt aus den obigen Auseinandersetzungen.

Der Drucksinn. Mit Hülfe des Drucksinnes vermag die Haut die Grösse des Druckes zu schätzen, welchen aufgelegte Gewichte auf sie ausüben. Den Drucksinn prüft man durch Auflegen von Gewichten auf die flache und genügend unterstützte Hand. Das kleinste Gewicht, das nothwendig ist, um eben eine Druckempfindung zu erzeugen, beträgt 15 Milligr. auf einer 9□ Mm. grossen Fläche an der Volarseite der Finger. Je dicker die Epidermis ist, um so grösser muss das drückende Gewicht sein, um jenen Eindruck hervorzurufen und umgekehrt, sodass an der Stirn schon zwei Milligr. genügen. Ein Versuch von Meissner scheint zu lehren, dass Druckempfindung nur an der Grenze von ge-

drückter und nicht gedrückter Haut zu Stande kommt, denn taucht man die Hand in Quecksilber, so empfinden die Hautstellen innerhalb des Quecksilbers keinen Druck, sondern nur die Hautstellen, welche an der Grenze des Quecksilbers liegen.

Werden zwei Gewichte nach einander auf die Haut gelegt, so vermag man 29 von 30 Gramm deutlich zu unterscheiden. Um aber zwei nach einander aufgelegte Gewichte von einander zu unterscheiden, ist nicht stets dieselbe Differenz von 1 erforderlich, sondern es können nur solche Gewichte von einander unterschieden werden, die sich zu einander verhalten wie 29:30, also 58 von 60 Gramm, 87 von 90 Gramm u. s. w. (Weber).

Wird in diesen Versuchen der Arm nicht unterstützt, sondern das drückende Gewicht durch Muskelkraft gehalten, so tritt zu der Druckempfindung das Muskelgefühl, welches durch das Bewusstsein des zu den Muskeln gesandten Willensimpulses ein feines Maass für die Taxirung von Gewichten bildet. Mit Hülfe des Muskelgefühles lassen sich Gewichte von einander unterscheiden, die sich wie 39:40 verhalten. Bei Versuchen über Muskelgefühl werden die Gewichte in Tücher eingepackt, um so die Druckempfidung möglichst aufzuheben.

Der Temperatursinn. Der Temperatursinn bezeichnet die Fähigkeit der Hant, Temperaturveränderungen an derselben zu empfinden, dagegen involvirt er nicht die Fähigkeit, absolute Temperaturen zu empfinden. Steigt die Hauttemperatur, so entsteht die Empfindung von Wärme, fällt sie, so entsteht das Kältegefühl. Wie schon früher bemerkt (s. S. 233), pflegt mit der Füllung der Hautgefässe die Temperatur zu steigen, daher auch das Erröthen von einer Wärmeempfindung begleitet ist und umgekehrt das Erbleichen von Kältegefühl. Am häufigsten werden diese Empfindungen aber durch Berührung von Gegenständen hervorgebracht, die wärmer oder kälter sind, als die Haut. Hierbei kommt noch wesentlich in Betracht, ob dieser Körper ein guter oder schlechter Wärmeleiter ist. Ein guter Wärmeleiter nämlich (z. B. Eisen) erscheint dann kälter, als ein schlechter Wärmeleiter (z. B. Holz), wenn sie auch vollkommen gleiche Temperatur besitzen, weil durch den guten Wärmeleiter der Haut sehr rasch Wärme entzogen und wesentlich der Akt der Wärmentziehung empfunden wird, was auf die Stärke der Kälteempfindung von bedeutendem Einflusse ist. Taucht man einen Finger in Wasser von verschiedener Temperatur, so zeigt sich, dass noch Differenzen von $^1/_4{}^0$ C. unterschieden werden können (Weber).

Die Temperaturempfindung scheint auch von der Grösse der gereizten Hautfläche abzuhängen, denn beim Eintauchen der ganzen Hand in Wasser von 40° ist die Empfindung grösser, als beim Eintauchen nur eines Fingers. Die verschiedenen Hautstellen besitzen einen sehr ver-

schiedenen Temperatursinn: die grösste Empfindlichkeit besitzen die Wange, die Augenlider, der äussere Gehörgang und besonders die Zungenspitze. Alle in der Mittellinie des Gesichtes, der Brust u. s. w. befindlichen Hauptpartien erscheinen empfindlicher, als die seitlichen Theile.

Besonders sei hier hervorgehoben, dass alle die eben betrachteten Empfindungen ausschliesslich der Haut, als dem entsprechenden Sinnesorgan, eigenthümlich sind, denn von Haut entblösste Körperstellen können jene Empfindungen ebensowenig vermitteln, als sie durch direkte Reizung sensibler Nervenstämme hervorgerufen werden. In solchen Fällen entstehen keine Sinnesempfindungen, sondern Gemeingefühle, Schmerz.

Das Gemeingefühl.

Zu den Gemeingefühlen zählt man Schmerz, Kitzel, Schauder, Wollust, Hunger, Durst und Ekel. Nur der Schmerz scheint lokalisirbar zu sein und man empfindet denselben an ganz bestimmten Körpertheilen. Da er durch Reizung von sensiblen Nervenstämmen erzeugt, aber jedesmal an die Peripherie verlegt wird, so kommt es vor, dass über Schmerzen in schon lange amputirten Gliedern geklagt wird. Der Kitzel ist in seinem örtlichen Auftreten zwar ebenfalls lokalisirbar, aber die Lokalisation ist weit mehr auf die gleichzeitige Tastempfindung zu beziehen. Die übrigen Gemeingefühle sind ihrem örtlichen Auftreten nach gar nicht näher zu bestimmen.

Der Schmerz wird durch heftigen Zug und Druck, durch Elektrizität und chemische Agentien, durch Wärme und Kälte erregt und zwar sowohl, wenn diese Ursachen auf die Haut, als auch wenn sie auf die Nervenstämme einwirken. Entsteht der Schmerz durch Einwirkung auf die Haut, so ist im Momente der Einwirkung der schmerzerregenden Ursache jedesmal mit demselben eine Tastempfindung verbunden, die aber sehr bald vom Schmerz übertönt wird; der Theil ist selbst eine Zeit lang unfähig, Empfindungen hervorzurufen.

Am besten studirt ist der Wärme- und Kälteschmerz, da sich Wärme und Kälte als Reiz ihrer Intensität nach abstufen lassen. In den entsprechenden Versuchen hat sich ergeben, dass die Haut bis zu 48° C. erhitzt werden muss, damit Schmerz (Wärmeschmerz) entsteht; umgekehrt entsteht der Kälteschmerz bei ca. 12° C. Von entschiedenem Einfluss auf die Entstehung des Schmerzes ist die Grösse der erwärmten Hautfläche: während ein in 48° C. warmes Wasser eingetauchter Finger nur Temperaturempfindung besitzt, so entsteht beim Eintauchen der ganzen Hand in gleich warmes Wasser sehr starker Schmerz. Aehnlich ist es bei 9° C. mit dem Kälteschmerz.

Kitzel und Schauder entstehen durch leise Berührung gewisser Hautstellen, ohne dass sich an diesen Stellen besondere Vorrichtungen zum

Zwecke dieser Empfindungen nachweisen lassen. Das Wollustgefühl entsteht durch Reizung der Nerven der Wollustorgane; etwas Näheres hierüber ist nicht bekannt. Hunger und Durst treten nach kürzerer oder längerer Entziehung von Speise und Trank auf. Welche Theile des Nervensystems bei der Entstehung dieser Empfindungen betheiligt sind, ist nicht ermittelt. Ebensowenig lässt sich etwas Sicheres über das Ekelgefühl sagen, das sich mit gewissen Geruchs- und Geschmacksempfindungen verbindet und dem Erbrechen vorauszugehen pflegt.

Ob die Gemeinempfindungen und die Tastempfindungen in denselben oder in verschiedenen Nervenbahnen geleitet werden, ist vorläufig nicht zu entscheiden. Die verschiedene Empfindungsweise der sensiblen Hautnerven könnte für die letztere Anschauung sprechen. Einfacher erscheint aber die Annahme, dass alle Empfindungen von der Haut aus in denselben Nervenbahnen geleitet werden, und dass sich nur durch gewisse Nebenumstände zu der Tast- noch die Schmerzempfindung gesellt. In erster Linie kommen hierbei die Intensität der Erregung in Betracht, der Art, dass schwache Erregungen nur zu Tastempfindungen, starke aber blos zu Gemeingefühl führen. Die sehr merkwürdige Erscheinung der Analgesie, die darin besteht, dass bei gewissen Erkrankungen ein Reiz wohl eine Tastempfindung, aber trotz genügender Stärke keine Schmerzempfindung hervorruft (wie sie thatsächlich auch während der Chloroformnarkose beobachtet wird), lässt sich zu Gunsten beider Annahmen verwerthen.

§ 2. Der Gesichtssinn.[1]

Mit Hülfe des Gesichtssinnes können Objekte der Aussenwelt wahrgenommen werden, die in grosser Entfernung liegen, wenn genügendes Licht in das Sehorgan, das Auge, gelangt. Dieses Licht trifft auf die flächenartige Ausbreitung des Sehnerven, welcher von dem adäquaten Reiz erregt wird und diese Erregung, in eigenthümlicher Weise umgesetzt, durch den Sehnerven dem Sehcentrum zusendet und so die Sehempfindung hervorruft, die mit Zuhülfenahme des Bewusstseins eben zur Vorstellung von äusseren Objekten führt.

Demnach ist zu betrachten:

1) die Dioptrik des Auges oder die Lehre von dem Gange des Lichtes im Auge;
2) die Gesichtsempfindungen, welche im Sehcentrum hervorgerufen werden, ohne Rücksicht darauf, dass sie zur Wahrnehmung von Objekten führen;

[1] H. Helmholtz, Handbuch d. physiologischen Optik. 1867. Artikel „Optik" in Hermann's Handbuch d. Physiologie. Bd. III. 1879.

3) die Gesichtswahrnehmungen, welche das Bewusstsein, auf Grund der Gesichtsempfindungen, zu machen im Stande ist.

1. Die Dioptik des Auges.

Das Auge gleicht in seiner optischen Wirkung einer Camera obscura, in welcher die von einem leuchtenden Objekte ausgehenden Lichtstrahlen durch eine bikonvexe Linse gebrochen auf einer dahinter stehenden, matten Glastafel ein umgekehrtes, verkleinertes Bild des leuchtenden Objektes entwerfen. Ein ebensolches Bild wird auch auf der Retina des Auges entworfen, wenn man vor dasselbe ein leuchtendes Objekt bringt, wovon man sich sehr leicht an dem ausgeschnittenen Auge eines weissen Kaninchens überzeugen kann: wird dasselbe von allen ihm anhängenden Theilen, wie Fettgewebe u. s. w. gereinigt, und wird vor die Cornea in geeigneter Entfernung eine brennende Kerze aufgestellt, so sieht man durch die der Cornea gegenüberliegende Wand der Sclera das auf der Retina entworfene, umgekehrte, verkleinerte Bild der Kerzenflamme sehr deutlich hindurchschimmern.

In der That sind aber die Brechungsverhältnisse des Lichtes im Auge viel komplizirter, als in der Camera obscura, in der nur zwei brechende Medien, bikonvexe Linse und Luft, vorhanden sind, während wir im Auge mit mehreren brechenden Medien zu rechnen haben. Diese sind: 1) die Cornea, 2) der Humor aqueus, 3) die Krystalllinse mit ihrer Kapsel und 4) der Glaskörper. Ein zur Retina strebender Lichtstrahl hätte demnach 4 brechende Medien: Cornea, Humor aqueus u. s. w., also 4 brechende Flächen: vordere und hintere Corneafläche, sowie vordere und hintere Linsenfläche zu durchlaufen. Da die Cornea aus parallelen Lamellen besteht und an ihrer vorderen und hinteren Fläche an Medien von gleicher Brechung grenzt (Thränenflüssigkeit, — Kammerwasser), so kann man sie vernachlässigen und annehmen, dass ein brechendes Medium von der Beschaffenheit des Kammerwassers bis an die vordere Corneafläche reicht. Wir haben es somit nur mit drei brechenden Medien: Humor aqueus, Linse und Glaskörper, also auch nur mit drei brechenden Flächen: vordere Corneafläche, vordere und hintere Linsenfläche zu thun. Da die brechenden Flächen des Auges als sphärisch gekrümmte Flächen erscheinen, deren Axen alle in eine gerade Linie zusammenfallen, so stellt das Auge ein centrirtes, optisches System dar, dessen Axe, welche mit ihrem vorderen Ende in den Mittelpunkt der Hornhaut fällt, während das hintere Ende zwischen dem gelben Flecke und der Opticuspapille hindurchgeht, die Augenaxe genannt wird.

Die Linse ist keine einfach brechende Fläche, sondern besteht aus konzentrisch angeordneten Lamellen von zum Kern hin immer zunehmender Dichtigkeit, sodass der letztere das Licht am stärksten bricht. Die Brechung des Lichtes in diesen vielfachen, brechenden Flächen ist empirisch als absoluter Brechungsindex

der Linse bestimmt worden, wobei sich ergeben hat, dass die Brechung dieser so eigenthümlich zusammengesetzten Linse grösser ist, als wenn sie im Ganzen aus einem Material von der Brechbarkeit des Kernes bestände.

Um nun den Gang der Lichtstrahlen, welche durch das centrirte System von drei brechenden Flächen auf die Retina zielen, verfolgen zu können, muss man nothwendigerweise kennen: 1) die Gestalt der brechenden Flächen, 2) ihre Entfernung von einander und von der Netzhaut, und 3) die Brechungsexponenten der brechenden Medien (Sinus des Einfallswinkels dividirt durch den Sinus des Brechungswinkels).

Nach Listing sind die brechenden Flächen Kugelflächen; es sind:

1) die Radien dieser Flächen
   a) Hornhaut . . . . = 8 Mm.
   b) Vordere Linsenfläche . . . . = 10 -
   c) Hintere Linsenfläche . . . . = 6 -
2) ihre Entfernungen
   a) Vordere Hornhaut- und vordere Linsenfläche = 4 -
   b) Dicke der Linse . . . . = 4 -
   c) Hintere Linsenfläche von der Retina . . = 14·23 -
3) die Brechungsexponenten (der der Luft = 1 gesetzt)
   a) Humor aqueus . . . . = $\frac{103}{77}$ -
   b) Krystalllinse . . . . = $\frac{16}{11}$ -
   c) Glaskörper . . . . = $\frac{103}{77}$ -

Trotz der Kenntniss dieser Zahlen wäre die Aufgabe, den Gang der Lichtstrahlen durch das Auge in den einzelnen Phasen der Brechung zu verfolgen, ein ausserordentlich schwieriges Unternehmen. Nun hat aber Gauss durch Rechnung entwickelt, dass für jedes centrirte, optische System von beliebig vielen, sphärisch begrenzten brechenden Medien drei Paare von „Kardinalpunkten“ sich bestimmen lassen, durch welche, wenn ihre gegenseitige Lage durch die Brechungsexponenten, die Radien der Krümmungsflächen und deren Scheitelabstände gegeben ist, die Lage und Grösse der optischen Bilder, sowie der Gang eines jeden Lichtstrahles ermittelt werden kann, sobald die Lage des einfallenden Lichtstrahles bekannt ist. Diese vier Kardinalpunkte sind der erste und der zweite Hauptpunkt $h_{,}$ und $h_{,,}$ und der erste und zweite Brennpunkt $f_{,}$ und $f_{,,}$; die durch diese Punkte senkrecht zur optischen Axe $A\ B$ gelegten Ebenen mögen die entsprechenden Haupt- und Brennebenen heissen. Hierzu kommen noch die beiden Knotenpunkte, welche von einander so weit entfernt sind, wie die beiden Hauptpunkte, und deren Entfernung von der hinteren Brennebene so gross ist, wie die der beiden Hauptebenen von der vorderen Brennebene; diese beiden Punkte seien $K_{,}$ und $K_{,,}$

(s. Fig. 13). Die beiden Hauptebenen entsprechen den brechenden Flächen und die Knotenpunkte den Mittelpunkten der sphärischen Flächen. Die erste Brennebene, auf der linken Seite des brechenden Systems gelegen, befindet sich in einem anderen brechenden Medium, als die zweite rechts gelegene Brennebene. Die Gesetze, nach welchen nun die Lage und Grösse des von einem leuchtenden Objekte entworfenen Bildes sich bestimmen lassen, sind folgende:

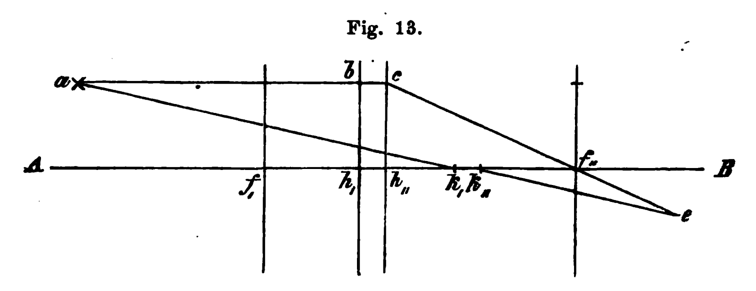
1) Jeder Strahl, welcher durch den ersten Brennpunkt geht, wird nach der Brechung parallel mit der Axe und umgekehrt: jeder Strahl, welcher im zweiten Medium durch den zweiten Brennpunkt geht, wird nach der Brechung parallel der Axe; daraus folgt:

2) Jeder Strahl, welcher im ersten Medium parallel der Axe liegt, geht nach der Brechung durch den zweiten Brennpunkt.

3) Jeder Strahl, welcher im ersten Medium nach dem ersten Knotenpunkte hin gerichtet ist, geht nach der Brechung sich selbst parallel durch den zweiten Knotenpunkt.

4) Strahlen, welche im ersten Mittel untereinander parallel sind, vereinigen sich in einem Punkte der zweiten Brennebene.

Fig. 13.



Gang der Lichtstrahlen durch ein centrirtes optisches System (Gauss).

Nach diesen Regeln lässt sich nun leicht das Bild eines leuchtenden Punktes oder Objektes bestimmen, dessen Strahlen durch ein centrirtes System von sphärischen Flächen gebrochen werden. Sei z. B. in Fig. 13 a der leuchtende Punkt, so genügt es, um den entsprechenden Bildpunkt zu bestimmen, den Gang zweier von a ausgehender Lichtstrahlen, die sich im zweiten Medium schneiden, zu bestimmen. Der eine Stral $a\,b$, der im ersten Medium parallel zur Axe liegt, geht ungebrochen bis c, um im zweiten Medium durch den zweiten Brennpunkt $f_{,,}$ in der Richtung $c\,e$ gebrochen zu werden; der andere Strahl $a\,k_{,}$, der direkt auf den Knotenpunkt gerichtet ist, geht sich selbst parallel, aber von $k_{,}$ nach $k_{,,}$ verschoben in der Richtung $k_{,,}\,e$ weiter, sodass e, als der Schnittpunkt jener beiden Strahlen, den zum leuchtenden Punkt gehörigen Bildpunkt darstellt. Nach den obigen Regeln lassen sich auch zwei andere Strahlenpaare zur Konstruktion des Bildpunktes verwerthen.

Die optischen Kardinalpunkte müssen nun auf das centrirte dreiflächige System des Auges übertragen werden. Ihre gegenseitige Lage

wird aus den oben angegebenen Daten (Krümmungshalbmesser der brechenden Flächen u. s. w.) berechnet, eine Rechnung, welche nach LISTING zu einem „schematischen oder mittleren Auge“ geführt hat, in welchem die auf der Augenaxe gelegenen Kardinalpunkte folgende gegenseitige Lage haben:

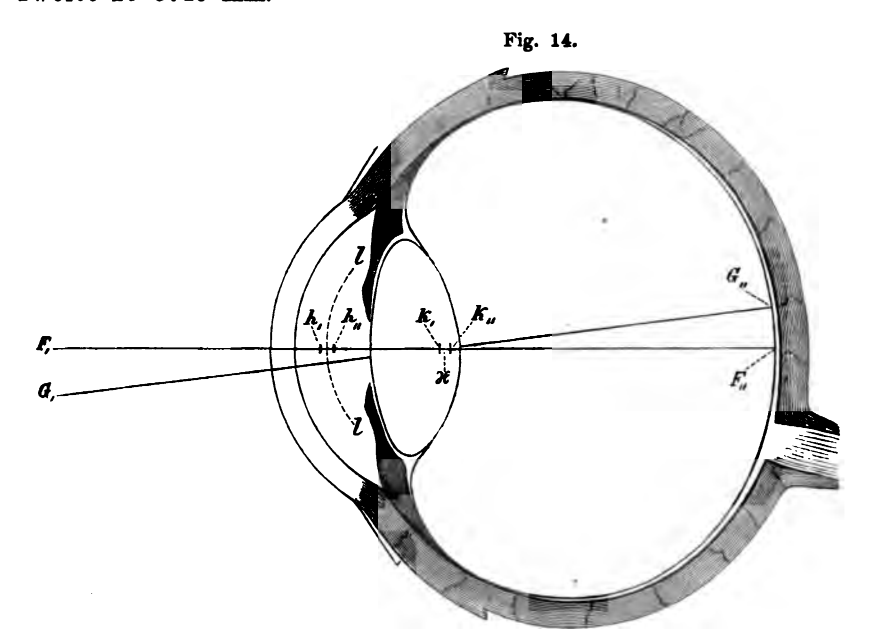
1) der erste Brennpunkt liegt 12·8326 Mm. vor der Hornhaut, der zweite Brennpunkt 14·6470 Mm. hinter der Hinterfläche der Linse.

2) der erste Hauptpunkt liegt 2·1746 Mm., der zweite 2·5724 Mm. hinter der Vorderfläche der Hornhaut, ihr gegenseitiger Abstand beträgt 0·3978 Mm.

3) der erste Knotenpunkt liegt 0·7580 Mm., der zweite 0·3602 Mm. vor der Hinterfläche der Linse.

4) die erste Hauptbrennweite beträgt demnach 15.0072 Mm., die zweite 20·0746 Mm.

Fig. 14.



Schematisches Auge (LISTING).

Diese Werthe hat LISTING einer Reihe von Messungen, die er an verschiedenen Augen angestellt hat, entnommen und HELMHOLTZ konnte nach verbesserter Methode (Ophthalmometer s. unten) ihre Richtigkeit darthun.

Die Lage der Hauptpunkte $h_,$ und $h_{,,}$, der Knotenpunkte $K_,$ und $K_{,,}$, der Brennpunkte $F_,$ und $F_{,,}$ im schematischen Auge sind in Fig. 14 gegeben.

Mit Hülfe der Kardinalpunkte des Auges lässt sich sowohl der Weg eines gegebenen einfallenden Strahles nach der letzten Brechung, als auch der Bildpunkt jedes in der Nähe der Augenaxe liegenden leuchtenden Punktes konstruiren. Da übrigens die beiden Haupt- und die beiden Knotenpunkte im Auge einander sehr nahe liegen, so kann man ohne wesentlichen Fehler die beiden Hauptpunkte in einen Punkt zusammenziehen und ebenso die beiden Knotenpunkte. So erhält man ein noch mehr vereinfachtes Schema des Auges: LISTING's „reduzirtes Auge". In demselben liegt der einfache Hauptpunkt 2·3448 Mm. hinter der Vorderfläche der Hornhaut, der Knotenpunkt H (Figur 14) 0·4764 Mm. vor der hinteren Fläche der Linse, während die Brennpunkte unverändert bleiben.

Das reduzirte Auge kommt in seiner optischen Wirkung gleich einer brechenden Kugelfläche von 5·1248 Mm. Radius, deren Mittelpunkt der Knotenpunkt wäre und deren Scheitelpunkt im Hauptpunkt läge, während sich vor ihr Luft, hinter ihr der Glaskörper befinden würde. So ist in dem reduzirten Auge (Figur 14) die brechende Kugelfläche durch den gestrichelten Bogen $l\,l$, ihr Mittelpunkt in H gegeben.

Für den Fall, dass es nur darauf ankommt, den Ort des Bildes auf der Netzhaut für einen bestimmten Punkt des Objektes zu finden, genügt die Kenntniss des Knotenpunktes. Man findet den Ort des Bildes, wenn man von dem leuchtenden Punkte eine gerade Linie durch den Knotenpunkt bis zur Netzhaut zieht. Diese gerade Linie, die Richtungslinie des Sehens oder der Sehstrahl, giebt da, wo sie die Netzhaut trifft, den Ort des Bildes an. Der Knotenpunkt ist somit der Kreuzungspunkt der Richtungslinien und der Winkel, welchen zwei Sehstrahlen mit einander machen, heisst der Sehwinkel. Derjenige Richtungsstrahl, welcher die Stelle des direkten Sehens, den gelben Fleck (macula lutea) trifft, heisst nach HELMHOLTZ die Gesichtslinie, welche durchaus verschieden von der Augenaxe ist und im Auge stets nach aussen von derselben liegt; in der Figur 14 ist sie durch G, $G_{,,}$ gegeben (im horizontalen Durchschnitt durch ein rechtes Auge).

Die Axe des Augapfels ist von BRÜCKE an ausgeschnittenen Augen zu 23 bis 26 Mm. bestimmt worden. Die Brechungsindices der brechenden Medien werden ebenfalls an ausgeschnittenen Augen nach den entsprechenden, physikalischen Methoden ausgeführt. Die Krümmungsradien können am lebenden Auge bestimmt werden, wenn man die Grösse des Spiegelbildes kennt, das ein in gewisser Entfernung aufgestelltes, leuchtendes Objekt von bekannter Grösse auf den brechenden Flächen der Cornea, der vorderen und der hinteren Linsenfläche entwirft. Dieses Spiegelbild hat zuerst HELMHOLTZ mittelst seines Ophthalmometers gemessen, welches im Wesentlichen ein zum Sehen auf kurze Entfernungen eingerichtetes Fernrohr ist. Vor dem Objektiv desselben steht eine planparallele Glasplatte senkrecht zur Axe des Fernrohres, welche durch einen horizontalen Schnitt in zwei gleiche Theile getheilt ist, sodass die eine Hälfte des Objektivglases durch die

obere, die andere durch die untere Platte sieht: es erscheint dem Beobachter nur ein Bild des betrachteten Objektes. Die beiden Platten, welche durch eine vertikale drehbare Axe mit einander verbunden sind, können von einander in entgegengesetzter Richtung entfernt werden, sodass sie mit einander einen Winkel bilden: in diesem Falle theilt sich das einfache Bild in zwei horizontale Bilder, deren Entfernung um so grösser wird, je grösser der Drehungswinkel der Glasplatten ist. Man kann nun die Platten so drehen, dass die innersten Punkte der beiden Bilder sich eben berühren, für welchen Fall jedes Bild gerade um seine halbe Länge verschoben ist. Aus der Grösse des Winkels, den die Platten jetzt mit einander machen und den man am Instrumente selbst ablesen kann, ihrer Dicke und ihrem Brechungsindex lässt sich die Grösse des Bildes berechnen.

Die Entfernung der Scheitelpunkte der brechenden Flächen wurde früher ebenfalls am ausgeschnittenen Auge bestimmt; sie geschieht jetzt besser ebenfalls am lebenden Auge mit Hülfe des Ophthalmometers.

Deutliches Sehen.

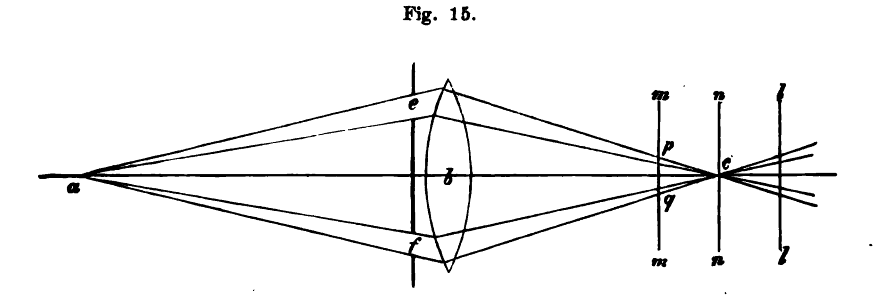
Lichtstrahlen, welche von einem entfernten, leuchtenden Punkte auf das Auge fallen, werden zunächst von der Hornhaut gebrochen und gelangen in konvergenter Richtung auf die Linse, von welcher sie noch konvergenter gemacht werden, sodass sie auf der Netzhaut vereinigt werden können. *Deutliches Sehen* eines leuchtenden Punktes ist nur dann möglich: wenn 1) alle von dem leuchtenden Punkte ausgehenden *Strahlen sich in einem Punkte der Netzhaut vereinigen*, und wenn 2) der Richtungsstrahl von dem leuchtenden Punkte den Mittelpunkt des gelben Fleckes trifft, also in die Gesichtslinie fällt. In der That hat HELMHOLTZ mit dem Augenspiegel (s. unten) beobachten können, dass derjenige Punkt des Gesichtsfeldes, den wir direkt betrachten oder mit dem Blicke *fixiren*, jedes Mal im Mittelpunkte des gelben Fleckes abgebildet wird. Daraus folgt, dass wir im Gesichtsfelde immer nur einen Punkt deutlich sehen können, während die übrigen undeutlich gesehen werden, aber durch die Bewegungen des Auges können wir nach und nach jeden einzelnen Punkt mit der Gesichtslinie berühren und deutlich sehen (s. unten).

Zerstreuungsbilder auf der Netzhaut.

Das Licht, welches in einem leuchtenden Punkte durch die kreisförmige Pupille in's Auge gelangt, bildet hinter der Pupille einen Strahlenkegel, dessen Basis in der Pupille, dessen Spitze in der Netzhaut liegt und dem Bildpunkt entspricht. Nach der Vereinigung divergiren die Strahlen wieder. Würde nun die Netzhaut vor oder hinter dem Vereinigungspunkt der Strahlen von dem Strahlenkegel getroffen werden, so würde nicht nur ein einzelner Punkt, sondern eine dem kreisförmigen Durchschnitte des Strahlenkegels entsprechende Kreisfläche der Netzhaut erleuchtet werden, welche man einen „*Zerstreuungskreis*“ nennt.

Dieses Sehen nennt man „Sehen in Zerstreuungskreisen“ und das Bild erscheint seiner Undeutlichkeit wegen „verwaschen“. In Figur 15 werden die vom leuchtenden Punkte *a* ausgehenden Strahlen durch die Linse *b* gebrochen und auf der Netzhaut *n n* in *c* sämmtlich vereinigt, in welchem Falle deutlich gesehen wird. Befindet sich aber die Netzhaut in *m m* oder *l l* (was einer Verschiebung des Punktes *a* in die Ferne oder Nähe

Fig. 15.



Sehen in Zerstreuungskreisen; SCHEINER'scher Versuch.

entsprechen würde), so entstehen auf der Netzhaut Zerstreuungskreise, deren Durchmesser für die Netzhaut *m m* z. B. gleich *p q* ist.

Es folgt daraus, dass bei unverändertem Auge nur diejenigen Objekte deutlich gesehen werden können, welche in einer Ebene liegen, während man die nicht in derselben Ebene gelegenen Punkte des Objektes in Zerstreuungskreisen oder verwaschen sieht, oder es können verschieden weit vom Auge entfernte Gegenstände nicht gleichzeitig deutlich gesehen werden.

Die Entstehung von Zerstreuungskreisen kann man objektiv nachahmen, wenn man in einiger Entfernung von einer Sammellinse einen Schirm mit einer engen Oeffnung aufstellt, durch welche ein Licht scheint, dessen Bild auf einer hinter der Linse aufgestellten weissen Papierfläche aufgefangen wird. Man sieht, dass ein scharf umschriebenes Bild der Flamme auf der Papierfläche nur dann entworfen wird, wenn das Licht sich in einer ganz bestimmten Entfernung von der Linse befindet; sobald man es aber derselben nähert oder von derselben entfernt, so dehnt sich der Lichtpunkt zu einem hellen Kreise (Zerstreuungskreis) aus.

Da die Grösse der Zerstreuungskreise von der Grösse des Strahlenkegels, und dieser wieder von der Weite der Pupille abhängt, so kann man dieselben durch Verkleinerung der Pupille verkleinern und das Bild wieder deutlicher machen, indem man vor das Auge ein Kartenblatt mit einer runden Oeffnung hält, welche kleiner, als die natürliche Pupille ist. — Setzt man vor die Linse in Fig. 15 einen Schirm mit zwei Oeffnungen *e* und *f*, so werden, wenn die weisse Papierfläche in *m m* steht, aus dem Zerstreuungskreise *p q* zwei gesonderte kleinere Zerstreuungskreise herausgeschnitten. Ebenso werden unter denselben Verhältnissen auf der Retina zwei Zerstreuungskreise entworfen, welche das leuchtende Objekt doppelt erscheinen lassen werden (SCHEINER'scher Versuch).

Dass verschieden weit vom Auge entfernte Gegenstände gleichzeitig nicht

deutlich gesehen werden können, ergiebt sich leicht, wenn man etwa 6 Zoll vor dem Auge einen Schleier, in einer Entfernung von 2 Fuss dahinter ein Buch hält und ein Auge schliesst. Erscheinen die Fäden des Schleiers deutlich, so werden die Buchstaben undeutlich und umgekehrt.

Die Akkommodation.

Das schematische Auge, dessen wir uns bisher bedient haben, ist so eingerichtet, dass es nur parallel auffallende Strahlen auf seiner Netzhaut vereinigen, also nur unendlich ferne Objekte sehen kann. In der That aber können wir willkürlich verschieden weit vom Auge entfernte Gegenstände, wenn auch nicht gleichzeitig, so doch nacheinander deutlich sehen. Es muss also unser Auge die Fähigkeit besitzen, auch Strahlen, welche aus endlicher Entfernung kommend divergent auf die Cornea treffen, auf der Netzhaut in einem Punkte zu vereinigen, sich verschiedenen Entfernungen anzupassen. Diese Fähigkeit unseres Auges bald ferne, bald nahe Gegenstände deutlich zu sehen, nennt man die Akkommodation oder Adaption des Auges für die Entfernung des Objektes.

Die Entfernungen, für welche das Auge akkommodiren kann, sind ausserordentlich verschieden. Der dem Auge nächste Punkt, für den noch akkommodirt wird, heisst der Nahepunkt, der entfernteste der Fernpunkt der Akkommodation und die Entfernung dieser beiden, d. h. den Inbegriff aller der Entfernungen, für welche ein Auge durch die Akkommodation deutlich sehen kann (auf der Richtung der Augenaxe gemessen), nennt man die Akkommodationsbreite, welche für ein normales Auge von 400 Mm. Abstand bis in unendliche Ferne reicht. Innerhalb der Akkommodationsbreite findet daher eine allmälig zunehmende Akkommodation statt, die vom Fernpunkt beginnend, im Nahepunkt am grössten ist.

Aus der geometrischen Konstruktion des Bildpunktes auf der Netzhaut geht hervor, dass in sehr grosser Entfernung gelegene Objekte, bei einem gegebenen Akkommodationszustande, dem Auge erheblich genähert werden können, und zwar bis auf ca. 10 Meter, ehe merkliche Zerstreuungskreise auf der Netzhaut entstehen, sodass die Bilder von Objekten, die sehr nahe vor oder hinter dem fixirten Punkte liegen, noch deutlich gesehen werden können. Umgekehrt genügt für sehr nahe gelegene Objekte eine geringfügige Verschiebung, um schon merkliche Zerstreuungskreise auf der Netzhaut und somit undeutliches Sehen entstehen zu lassen. Man nennt den Theil der Akkommodationsbreite (oder der Gesichtslinie), in welcher bei einer gewissen Akkommodationsstellung des Auges ungleich entfernte, aber einander sehr nahe gelegene Objekte ohne merkliche Undeutlichkeit gesehen werden können, die Akkommodationslinie (J. Czermak), und es ist leicht verständlich, dass die Akkommodationslinie für ein fern gelegenes Objekt viel länger sein muss, als für

ein nahe gelegenes Objekt. Es folgt daraus weiter, dass beim Sehen in die Nähe, im Gegensatz zum Sehen in die Ferne, die Akkommodation fortwährend in Thätigkeit sein muss, wenn deutliche Bilder auf der Netzhaut entworfen werden sollen; ein Verhältniss, das für die Beurtheilung der Myopie (s. unten) von wesentlicher Bedeutung ist.

Um die Akkommodationsbreite des Auges zu bestimmen, bedient man sich der Optometer, deren Prinzip auf dem Scheiner'schen Versuche basirt. Bringt man ein Kartenblatt mit zwei sehr feinen Oeffnungen vor das Auge, deren Entfernung kleiner ist, als der Durchmesser der Pupille, und hält davor eine feine Nadel in näherer und weiterer Ferne, so sieht man dieselbe bei einer gewissen Entfernung oder Annäherung an das Auge doppelt; die Strecke innerhalb welcher sie einfach gesehen wird, wo also immer eine Vereinigung der Strahlen auf der Netzhaut stattfindet, ist die Akkommodationsbreite. Eines der ersten Optometer stammt von Th. Young, das von Stampfer verbessert, an Stelle einer Nadel einen engen Spalt hat, der statt durch zwei Löcher durch parallele Spalten betrachtet werden kann. — Indess sind die Optometer für den angegeben Zweck jetzt ausser Gebrauch, vielmehr bedient man sich des einfachen Mittels, Schriftzeichen verschiedener Grösse in verschiedenen Entfernungen lesen zu lassen, welche, von Snellen aus Quadraten zusammengesetzt, bestimmte Nummern (nach der Grösse) erhalten haben, um untereinander vergleichbar sein zu können, da das Erkennen eines Objektes auch von der Grösse des Gesichtswinkels abhängig ist. Als Maass für die Akkommodationsbreite gilt die Differenz der reziproken Werthe der Entfernung des Nahe- und Fernpunktes $\left(\frac{1}{n} - \frac{1}{f} = \frac{1}{a}\right)$.

Mechanismus der Akkommodation.

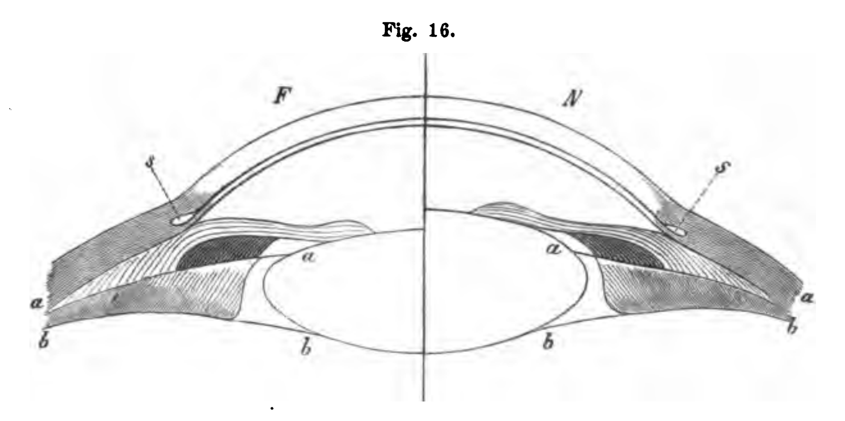
Die Veränderungen, welche bei der Akkommodation am Auge eintreten, zuerst von Cramer und Helmholtz beobachtet, sind folgende: 1) Die Pupille wird enger, 2) der Pupillarrand der Iris rückt vor und nähert sich der Cornea, während der Ciliarrand zurückweicht, 3) die Vorderfläche der Krystalllinse wird stärker gekrümmt und rückt nach vorn, 4) die hintere Fläche der Linse krümmt sich ebenfalls, aber weniger, als die vordere und ohne ihren Ort zu verändern.

Die Veränderungen, welche in dem dioptrischen Apparate des Auges bei der Akkommodation hervorgerufen werden, giebt die Figur 16 auf der mit N bezeichneten Seite während der Akkommodation, während bei F der Ruhezustand wiedergegeben ist.

Die Veränderungen der Linse bei der Akkommodation haben Cramer und Helmholtz unabhängig von einander mittelst der Purkinje-Sanson'schen Bildchen ermittelt und die Grösse dieser Veränderungen gemessen. Es sind dies drei Reflexbildchen, welche durch Spiegelung eines leuchtenden Objektes von der Cornea, der vorderen und hinteren Linsenfläche entworfen werden. Dieselben können deutlich beobachtet werden, wenn man seitlich von dem Auge der Versuchsperson eine Kerzenflamme aufstellt und von der anderen Seite her das Auge beobachtet: man sieht am weitesten nach innen ein sehr lichtstarkes, aufrechtes Bild der Kerzenflamme; mehr nach aussen ebenfalls ein aufrechtes Bildchen der Flamme,

etwas grösser als das andere, aber sehr lichtschwach und verwaschen; am meisten nach aussen erscheint das dritte Bildchen, welches viel kleiner als die beiden vorigen ist, aber umgekehrt und deutlich begrenzt erscheint. Das erste Bild ist das Corneabild, das mittlere entspricht der Vorderfläche der Linse – erstes Linsenbild —, das dritte gehört der Hinterfläche der Linse an — zweites Linsenbild.

Fig. 16.



Akkommodation des Auges.

Wenn das Auge aus der Fernstellung in eine Nahestellung übergeht, so verkleinert sich das erste Linsenbild und nähert sich der Mitte der Pupille, das zweite Linsenbild wird etwas kleiner, ohne seinen Ort zu verändern, während das Corneabild vollkommen unverändert bleibt und damit anzeigt, dass die Cornea bei der Akkommodation vollkommen unthätig ist.

Die Grösse dieser Veränderungen hat Helmholtz mit dem Ophthalmometer auf das genaueste gemessen und durch Rechnung nachgewiesen, dass sie vollkommen ausreichen, um die Veränderungen bei der Akkommodation zu erklären. Die folgende Tabelle giebt die Veränderung der optischen Konstanten und Kardinalpunkte des Auges, welche bei der Akkommodation für die Nähe eintritt. Die Entfernungen werden von der vorderen Hornhautfläche aus gemessen.

	Akkommodation für	
	Ferne	Nähe
Krümmungsradius der Hornhaut	8·0	8·0
„ „ vorderen Linsenfläche	10·0	6·0
„ „ hinteren	6·0	5·5
Ort der vorderen Linsenfläche	3·6	3·2
„ „ hinteren „	7·2	7·2
„ des ersten Hauptpunktes	1·9403	2·0330
„ „ zweiten „	2·3563	2·4919
„ „ ersten Knotenpunktes	6·957	6·515
„ „ zweiten „	7·373	6·974
„ „ vorderen Brennpunktes	— 12·918	— 11·241
„ „ hinteren „	22·231	20·248

Wodurch wird die Formveränderung der Linse bei der Akkommodation hervorgebracht? HELMHOLTZ lehrt, dass die Linse im ruhenden Zustande des Auges durch die an ihren Rand befestigte Zonula Zinnii gedehnt und über ihre Gleichgewichtslage durch radialen Zug nach aussen gespannt wird, womit ihr Durchmesser sich verringern muss. Von dem Ansatz der Zonula an der Linsenkapsel nach aussen und hinten laufen halskrausenartige Falten, in welche die Proc. ciliaris des M. ciliaris eingreifen und dadurch die Zonula in ihrer Spannung erhalten. Wenn sich der M. ciliaris, der sein Punctum fixum am Canalis Schlemmii (Figur 16 bei *s*) hat, kontrahirt, so nähert sich das hintere Ende der Zonula dem Linsenrande, die Zonula selbst wird entspannt und mit ihr die Linse, welche sich verdickt und vorwölbt.

Die Akkommodationsveränderung für die Nähe hat CRAMER zuerst auf Reizung eines ausgeschnittenen Seehundsauges mit Induktionsströmen beobachtet; später haben HENSEN und VÖLCKERS den Akkommodationsapparat durch Reizung der Nn. ciliares in Thätigkeit versetzt; die Nerven für den Akkommodationsmuskel stammen wahrscheinlich aus dem N. oculomotorius.

Der Akkommodationsapparat kann durch gewisse Alkaloide auf einige Zeit ausser Funktion gesetzt werden; das Atropin z. B. lähmt ihn und stellt das Auge für die Zeit der Lähmung auf den Fernpunkt ein (bei gleichzeitiger Erweiterung der Pupille); Calabar (Physostigmin), das Alkaloid von Physostigma venenosum, erzeugt einen Krampf des Akkommodationsapparates und stellt das Auge auf den Nahepunkt ein (bei gleichzeitiger Verengerung der Pupille).

Emmetropie, Myopie, Hypermetropie.

Emmetropie oder Normalsichtigkeit nennt man den Zustand, bei welchem der Fernpunkt des Auges in unendlicher Entfernung, der Nahepunkt 0·4 Meter vor dem Auge gelegen ist.

Myopie oder Kurzsichtigkeit wird der Zustand genannt, bei dem Fern- und Nahepunkt viel näher an das Auge herangerückt sind. Die gesammte Akkommodationsbreite ist zum Auge hin verschoben und häufig auf eine kleine Ausdehnung beschränkt. Die Nachtheile des kurzsichtigen Auges sind: 1) die Unmöglichkeit, Objekte, die über seinen Fernpunkt hinaus liegen, zu sehen, da es nur Strahlen, welche von dem letzteren ausgehen, also die Cornea divergent treffen, auf seiner Netzhaut vereinigen kann, während Strahlen aus grösserer Entfernung, welche parallel zur Augenaxe verlaufen, vor der Netzhaut vereinigt werden, zu dieser hin wieder divergiren und Zerstreuungskreise auf derselben bilden; 2) die grosse Anstrengung des Akkommodationsapparates, welcher fortwährend in Thätigkeit sein muss, da das kurzsichtige Auge nur in die Nähe sehen kann, wo die Akkommodationslinie sehr kurz ist.

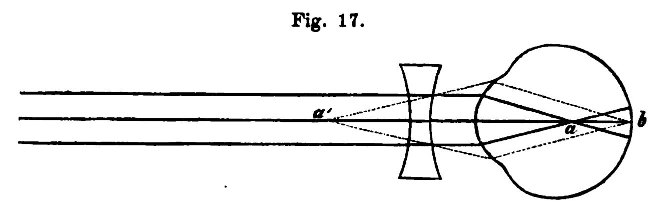
Die Myopie kann: a) angeboren sein; in diesem Falle pflegt der Bulbus in der Richtung der Augenaxe zu lang zu sein und deshalb die Vereinigung der Lichtstrahlen vor der Netzhaut stattzufinden; b) erworben sein durch angestrengtes, unzweckmässiges Lesen, besonders kleiner Schrift namentlich in jüngeren Jahren; es scheint die Linse ihre stärkere Wölbung permanent beibehalten zu haben.

Zur Verbesserung des myopischen Auges wird demselben eine Brille mit bikonkaver oder Zerstreuungslinse vorgesetzt, durch welche parallele Strahlen so

divergent gemacht werden, als ob sie aus dem Fernpunkte eben dieses myopischen Auges kämen.

Die Figur 17 erläutert das kurzsichtige Auge und seine Korrektion durch das bikonkave Glas: die parallel auf das Auge fallenden Strahlen vereinigen sich vor der Netzhaut bei *a*; durch die Zerstreuungslinse werden sie divergent auf das Auge gerichtet, scheinen aus dem Fernpunkt *a'* zu kommen und werden in der Netzhaut bei *b* vereinigt.

Fig. 17.

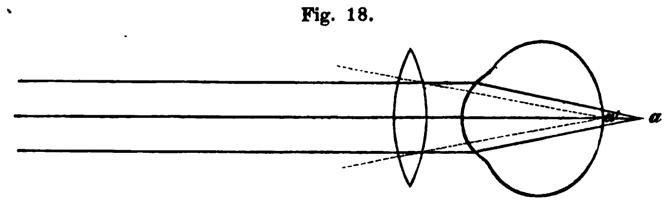


Das myopische Auge und seine Korrektion.

H y p e r m e t r o p i e oder Weitsichtigkeit ist der Zustand, bei welchem der Fernpunkt des Auges gewissermaassen in überunendlicher Entfernung liegt, da das Auge im Ruhezustande weder parallele noch divergente, sondern nur konvergent auffallende Strahlen auf seiner Netzhaut vereinigen kann, während die anderen sich erst in einem Punkte h i n t e r der Netzhaut vereinigen; das Auge sieht also stets in Zerstreuungskreisen, der Augapfel ist gleichsam in seiner Axe zu kurz. Zur Korrektur erhält das hypermetropische Auge eine bikonvexe oder Sammellinse vorgesetzt, durch welche die Strahlen stärker gebrochen schon auf der Netzhaut zur Vereinigung gelangen können.

Die Figur 18 erläutert diese Verhältnisse: die Strahlen, welche parallel auf das Auge auffallen und erst hinter der Netzhaut bei *a* zur Vereinigung kommen, werden durch die vorgesetzte Sammellinse so stark gebrochen, dass sie schon in der Netzhaut bei *a'* vereinigt werden können.

Fig. 18.



Das hypermetropische Auge und seine Korrektion.

P r e s b y o p i e ist ein Fehler des Auges bei alten Leuten, der darin besteht, dass ihr Nahepunkt sich vom Auge entfernt und die ganze Akkomodationsbreite sich verkürzt hat: sie werden „weitsichtig" und müssen beim Lesen das Buch sehr weit vom Gesicht entfernen, um deutlich sehen zu können. Dieser Fehler ist wahrscheinlich dadurch bedingt, dass die Linse im Alter starr wird und sich nur wenig für die Akkommodation krümmen kann. Man verbessert den Fehler ebenfalls dnrch Vorsetzen einer bikonvexen Linse, die natürlich nur für die Nähe ihren Zweck erfüllen kann.

Mängel des Auges.

Wir haben bisher unserem Auge eine Vollkommenheit zugeschrieben, die es in der That in diesem Maasse nicht besitzt; es ist jetzt an der Zeit, diese Mängel im dioptrischen Apparate unseres Auges zu betrachten.

Chromatische Abweichung.

Das Sonnenlicht ist kein einfaches, homogenes, sondern ein aus verschiedenfarbigen Strahlen zusammengesetztes Licht, in welche zerlegt wir es im Sonnenspektrum wiederfinden. Die verschiedenfarbigen Lichtstrahlen sind aber verschieden brechbar und zwar ist roth am wenigsten, violett am stärksten brechbar, d. h. ein und dieselbe Linse, z. B. eine Sammellinse vereinigt die violetten Strahlen in einem der Linse näheren Punkte, als die weniger brechbaren rothen Strahlen, sodass man streng genommen durch eine einfache Linse niemals ein scharf umschriebenes Bild eines leuchtenden Objektes, sondern stets ein Bild mit Zerstreungskreisen erhält, deren Ränder farbig erscheinen müssten. Man nennt diese Erscheinung die „chromatische Abweichung“. Da dieselbe bei der Beobachtung durch Fernröhre und Operngläser sehr störend sein könnte, so werden durch Kombination verschiedenartig brechender Mittel „achromatische“ Linsen hergestellt, welche von jenem Fehler frei sind. Man erhält achromatische Linsen durch Kombination einer Sammellinse von Crownglas und einer Zerstreuungslinse von Flintglas.

Das Auge besitzt ebenfalls den Fehler der chromatischen Abweichung, der aber so gering ist, dass wir von demselben für gewöhnlich nichts wahrnehmen. Die Farben des Spektrums werden in unserem Auge nicht vollständig von einander getrennt, sondern es treffen bei guter Akkommodation die verschiedenfarbigen Strahlen, welche auf der Netzhaut konzentrische Zerstreuungskreise bilden, so auf die Netzhaut, dass auf den beiden Seiten der Augenaxe verschiedenfarbige Zerstreuungskreise zum grossen Theil auf einanderfallen und wieder weiss geben (s. unten). Die Fig. 19 zeigt deutlich den Sachverhalt: auf die Linse *ab* fallen zwei parallele Licht-

Fig. 19.

Darstellung der chromatischen Abweichung des Auges.

strahlen, welche konvergent gebrochen werden; *ar* und *br'* sind zwei rothe Strahlen, deren Vereinigungspunkt in *R* sein mag; *av* und *bv'* sind zwei violette Strahlen mit ihrem Vereinigungspunkt in *V*, während die Retina in *cc* steht; es werden in diesem Falle beiderseits der Augenaxe in *e* und *f* je ein rother Zerstreuungskreis der einen Seite auf den violetten der anderen Seite fallen; in der Strecke *e f* ge-

schieht ein Gleiches mit den zwischen roth und violett liegenden Strahlen, sodass der Gesammteindruck wieder ziemlich rein weiss ist.

Um die Chromasie des Auges wahrzunehmen, müssen besondere Bedingungen eintreten, die wir aus unserer Figur ableiten können. Wird nämlich in Fig. 19 eine matte Glastafel nach *mn* gerückt, so entsteht auf derselben ein Bild, dessen Centrum violett, dessen Peripherie roth ist; umgekehrt in dem Centrum roth und die Peripherie violett, wenn die matte Glastafel nach *ps* rückt. In dem einen Falle, wo ein Object betrachtet wird, dessen Bild näher als in *cc*, nämlich in *V* entworfen wird, scheint es an seinen Rändern roth gefärbt; im andern Falle, wenn das Object näher liegt und sein Bild nach *R* fällt, erscheint es mit violetten Rändern. Wir sehen demnach die Chromasie unseres Auges, wenn wir gleichzeitig zwei leuchtende Objekte betrachten, von denen wir bekanntlich nur auf das eine genau akkommodiren können. Ebenso folgt aus der Figur 19, dass wir chromatisch sehen, wenn die eine Hälfte der Pupille bedeckt wird.

Monochromatische (sphärische) Abweichung.

Lichtstrahlen, welche auf eine sphärische Fläche treffen, vereinigen sich in einem Punkte nur dann, wenn die Strahlen der Axe sehr nahe liegen (Axenstrahlen); diejenigen Strahlen, welche näher dem Rande auffallen, werden bedeutend stärker, als die Axenstrahlen gebrochen, sodass selbst im möglich günstigsten Falle keine scharfen Bilder durch Glaslinsen mit sphärischen Flächen entworfen werden, eine Abweichung, welche als sphärische oder, weil sie auch einfarbigen Lichtstrahlen zukommt, als monochromatische Abweichung (Helmholtz) bezeichnet wird (Flächen, welche diesen Fehler nicht besitzen, heissen aplanatische Flächen). Die Folgen dieses Fehlers für ein gut centrirtes optisches System sind nur sehr geringe, da der Zerstreuungskreis des durch das System von einem leuchtenden Punkte entworfenen Bildes rings um die Axe symmetrisch liegt, sodass der Bildpunkt vom Centrum nach der Peripherie an Lichtstärke sehr rasch abnimmt.

Die monochromatischen Abweichungen unseres Auges erscheinen aber nicht symmetrisch um die Augenaxe, sondern, da das optische System brechender Flächen in unserem Auge (entgegen unserer früheren Annahme) nicht genau centrirt ist, unsymmetrisch zur Axe, sodass leuchtende Punkte nicht kreisförmig, sondern sternförmig erscheinen müssen. Davon kann man sich überzeugen, wenn man einen sehr kleinen leuchtenden Punkt (eine sehr feine Oeffnung in einem schwarzen Kartenblatt, durch welche Licht fällt) in so grosse Entfernung vom Auge bringt, dass er über die Akkommodationsbreite hinausreichend eben einen kleinen Zerstreuungskreis auf der Netzhaut bildet; man sieht denselben, nicht, wie es bei einem gut centrirten optischen Systeme der Fall sein müsste, als kreisförmige Fläche, sondern als 4—8 strahligen Stern.

In gleicher Weise erklärt sich die strahlige Gestalt der Sterne.

Wären diese beiden Fehler in unserem Auge gleich stark entwickelt, so müssten wir alle Gegenstände strahlig sehen, da dies aber nur dann der Fall ist, wenn wir in Zerstreuungskreisen sehen, so scheint die monochromatische Abweichung kaum vorhanden zu sein, weil, wie Brücke angiebt, die brechenden Flächen des Auges nicht genau sphärisch sind; dagegen erscheint die mangelhafte Centrirung der brechenden Flächen unseres Auges ganz deutlich.

Astigmatismus.

Ein weiterer Fehler unseres Auges ist der Astigmatismus, der physiologisch in jedem Auge vorkommt und darauf beruht, dass die Cornea nicht in allen ihren

Meridianen eine gleichmässige Krümmung besitzt, sondern dass sie im Vertikalmeridian stärker gekrümmt erscheint, als im horizontalen Meridian. Die Folge davon ist die, dass die Strahlen, welche auf den vertikalen Meridian der Cornea auftreffen, früher vereinigt werden, als die im horizontalen Meridian und ein homozentrisches Strahlenbündel, das auf unser Auge auffällt, nicht mehr in einem Punkte vereinigt werden kann. Man überzeugt sich davon, wenn man auf ein weisses Papier acht feine schwarze Linien zieht, die sich in einem Punkte schneiden. Betrachtet man diesen Stern mit einem Auge, so nimmt man wahr, dass bei derselben Entfernung stets nur eine Linie deutlich gesehen wird, während die anderen ein wenig verwaschen, d. h. weniger schwarz erscheinen. — Pathologisch kann der Astigmatismus zu erheblichen Sehstörungen führen, die durch eine Cylinderbrille korrigirt werden.

Die obige Erscheinung der sternförmigen Bilder, welche wir aus der mangelhaften Centrirung des optischen Systems abgeleitet haben, wird auch nach DONDERS als „unregelmässiger" Astigmatismus gegenüber dem „regelmässigen" bezeichnet, der aus der verschiedenen Krümmung seiner Meridiane folgt. Den unregelmässigen Astigmatismus bezeichnet DONDERS als „eine Abweichung, die sich auf die Strahlen bezieht, welche in einem und demselben Meridiane gebrochen werden", den regelmässigen als „eine Abweichung, welche von Unterschieden in der Brennweite verschiedener Meridiane des lichtbrechenden Apparates abhängt".

Die entoptischen Erscheinungen.

Dieselben bestehen in eigenthümlichen, schwarzen Punkten (mouches volantes), Streifen u. s. w., welche unter Umständen vor dem Auge gesehen werden, und den Augenbewegungen folgen, aber auch eigene Bewegungen machen. Sie beruhen auf den Schatten, welche von undurchsichtigen Körperchen des Glaskörpers (Reste der embryonalen Gefässe des Glaskörpers) auf die Netzhaut geworfen werden, und welche nach dem Gesetz der exzentrischen Empfindung nach aussen projizirt werden. Man beobachtet sie am besten, wenn man gegen eine helle Fläche, den bedeckten Himmel, in ein Mikroskop oder durch eine feine Oeffnung in einem schwarzen dem Auge sehr genäherten Schirme sieht.

Als entoptische Erscheinung sieht man auch die „PURKINJE'sche Aderfigur". Wenn man nämlich des Abends in einem dunklen Zimmer gegen eine schwarze Wand sieht und eine Kerzenflamme mit der Hand seitwärts am Auge hin und her bewegt, so bemerkt man nach einiger Uebung auf der schwarzen Wand baumförmig verzweigte Adergeflechte, welche von den Blutgefässen im Innern des Auges, denen der Retina, herrühren, die jedenfalls vor den empfindenden Theilen der Netzhaut gelegen auf diese ihren Schatten entwerfen. Wenn die Kerzenflamme hin und her bewegt wird, so bewegt sich auch der Gefässbaum und zwar in derselben Richtung mit der Flamme. — Wenn wir für gewöhnlich die Aderfigur nicht wahrnehmen, so ist der Grund der, dass beim gewöhnlichen Sehen kein scharfer Schatten entsteht, da von allen Punkten der Pupille aus Licht auf die Netzhaut fällt, und dass nur Veränderungen auf unserer Netzhaut wahrgenommen werden, während dieser Schatten für gewöhnlich immer an dieselbe Stelle fällt.

Das Augenleuchten und der Augenspiegel.

Trotz der grossen Menge von Licht, welche in das Auge fällt, erscheint die Pupille schwarz, sodass der Augenhintergrund unsichtbar ist.

Die Pupille erscheint aber dunkel, weil 1) der grösste Theil des Lichtes im Auge absorbirt wird und die Beleuchtung durch den Rest von Licht, der aus dem Auge herauskommt, nicht genügt, um es hinreichend zu erhellen, und weil 2) selbst bei hinreichender Beleuchtung das Auge des Beobachters, um die Lichtstrahlen auffangen zu können, die von dem Netzhautbilde als leuchtendem Objekte kommen und zur Lichtquelle, ihrem Ausgangspunkt, wieder zurückkehren, zwischen die Lichtquelle und das beobachtete Auge gebracht werden müsste, wodurch aber wieder das Licht von dem beobachteten Auge abgeblendet wird.

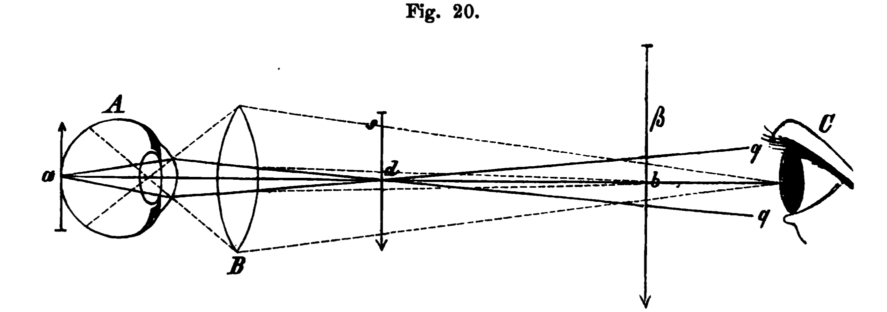
Die ausreichende Beleuchtung resp. Erhellung des Augenhintergrundes lässt sich durch eine starke Lichtquelle (direktes Sonnenlicht oder Lampenlicht) erreichen. Dass in der That nicht alles Licht im Auge absorbirt wird, beweist das Augenleuchten einiger Thiere im Halbdunkel, z. B. des Hundes, der Katze, sowie aller der Thiere, bei denen das schwarze Pigment eines Theiles der Choroidea durch eine hellglänzende, stark reflektirende Membran, das sog. Tapetum, ersetzt ist. Diese Augen sind, wie Brücke gezeigt hat, nicht selbstleuchtend, sondern sie werfen soviel von dem empfangenen Licht nach der Lichtquelle wieder zurück, dass sie dem Beobachter leuchtend erscheinen. Am besten beobachtet man das Augenleuchten, wenn das Thier in einem dunklen Zimmer sich befindet, in welches durch einen breiten Thürspalt reichlich Licht einfällt und man selbst an der Thür stehen bleibt. Auch das menschliche Auge reflektirt einen Theil des Lichtes, obgleich freilich der grössere Theil von dem schwarzen Pigment der Choroidea absorbirt wird; indess bei einer starken Lichtquelle könnte immerhin soviel Licht reflektirt werden, dass der Augenhintergrund sichtbar würde. Um nun weiter wenigstens einen Theil der aus dem Auge zurückkehrenden Lichtstrahlen auffangen zu können, stellt Brücke vor das zu beobachtende Auge eine Flamme, in welche das Auge sieht, aber gleichzeitig auf einen entfernten Gegenstand akkommodirt. Die aus dem Auge kommenden Strahlen werden jetzt nicht mehr in der Flamme vereinigt, sondern gehen nahe derselben vorbei; bringt man das eigne Auge in die Richtung des beobachteten Auges und der Flamme und einen Schirm um nicht geblendet zu werden, zwischen das beobachtende Auge und die Flamme, so kann man jene an der Flamme vorbeigehenden Lichtstrahlen auffangen und den Augenhintergrund in diffusem rothem Licht erleuchtet sehen. Nach Helmholtz ist der Versuch auch ohne Berücksichtigung der Akkommodation ausführbar, wenn der Beobachter selbst weit entfernt ist, weil die meisten Augen auf grössere Entfernungen nicht scharf akkommodiren können, oder wenn der Beobachtete seitwärts sieht, weil dann das Bild des Lichtes an den Seitentheilen der Netzhaut entworfen

wird, wo die Bilder niemals scharf sind. Immerhin kann man aber den Hintergrund des Auges nur diffus erleuchtet sehen.

Noch besser beobachtete HELMHOLTZ das Augenleuchten, wenn er die Flamme seitlich vom Auge und an die Stelle des Schirmes eine planparallele Glasplatte so aufstellte, dass das Licht in das beobachtete Auge geworfen wurde. Die aus dem Auge zurückkehrenden Strahlen gelangen wieder zur Glasplatte zurück, werden hier theils in die Flamme reflektirt, theils aber durch die Platte in ein hinter derselben befindliches Auge gebrochen, sodass der Beobachter ein vollständiges Bild des beobachteten Auges erhält. Statt der Glasplatte benutzt man besser einen kreisrunden Metallspiegel, der im Centrum eine enge Oeffnung besitzt, durch welche der Beobachter sieht. Um den Augenhintergrund nicht allein leuchtend, sondern auch deutlich zu sehen und einzelne Punkte der Netzhaut unterscheiden zu können, müssen zwischen das beobachtende Auge und den Beleuchtungsspiegel noch passende Glaslinsen eingeschaltet werden. Eine solche Kombination nennt man nach HELMHOLTZ den „Augenspiegel“.

Bei der Betrachtung des Augenhintergrundes durch den Augenspiegel kehrt sich das bisherige Verhältniss von Bild- und Objektpunkt um. Das Netzhautbild, das von einem leuchtenden Gegenstand entworfen wird, wird jetzt zum leuchtenden Objekte, von welchem Strahlen ausgehen, die durch die brechenden Medien des Auges gebrochen werden und nach aussen gelangen, um dort ein Bild zu entwerfen in einem Punkte, der durch den jeweiligen Zustand des Akkommodationsapparates resp. die geringere oder grössere Krümmung der Linse bestimmt ist. Das Auge des Beobachters hat dieses Bild aufzufassen. Der einfachste Fall bei der Benutzung des Augenspiegels ist der, dass das beobachtete und das beobach-

Fig. 20.



Betrachtung des Augenhintergrundes im Augenspiegel.

tende Auge emmetropisch sind und sich in akkommodationslosem Zustande befinden. Die Strahlen, welche aus dem beobachteten Auge parallel austreten, müssen, da sie parallel auf das beobachtende Auge gelangen, genau auf dessen Netzhaut vereinigt werden und dort ein Bild des Hintergrundes des beobachteten Auges entwerfen. Dieser einfachste Fall trifft aber in Wirklichkeit höchst selten oder niemals zu, sondern es ist wenigstens in einem Auge eine der oben erwähnten Refraktionsanomalien vorhanden oder das Auge ist nicht akkommodationslos, wo-

von die nothwendige Folge die ist, dass wie durch eine Loupe ein umgekehrtes und vergrössertes Bild des Augenhintergrundes in irgend einem Punkte ausserhalb entworfen wird, z. B. in Fig. 20 ist so der Pfeil bei *b* das Bild des Pfeiles bei *a*. Befindet sich das Auge des Beobachters *C* in Sehweite, so wird es den Augenhintergrund zwar erleuchtet sehen, aber auf demselben nichts zu erkennen vermögen, weil in Folge der starken Vergrösserung des Pfeiles in *b* das durch die Pupille begrenzte Gesichtsfeld des Auges *C* zu klein ist. Setzt man vor das beobachtete Auge *A* eine Sammellinse *B* von kurzer Brennweite (1—3 Zoll), so wird ein kleineres und näheres Bild als *b* ist, in *d* entworfen. Das Auge *C* befindet sich in solcher Entfernung von *d*, dass es auf *d* genügend akkommodiren kann und dann hinreichend deutlich sieht. Benutzt man eine Zerstreuungslinse (bikonkav), so beobachtet man den Augenhintergrnnd in ähnlicher Weise, aber im aufrechten und virtuellen Bilde.

Die Iris.

Die Iris dient dem Auge als Blendung, wie solche Einrichtungen auch in den optischen Instrumenten angebracht sind, um die der Axe der brechenden Fläche entfernten Randstrahlen abzublenden und die monochromatische Abweichung, soweit sie im Auge überhaupt in Betracht kommt, zu beschränken.

Die Iris, welche durch ihre beiden Muskeln den Sphincter und Dilatator iridis erweitert und verengert werden kann, erscheint uns nicht in ihrer wirklichen Lage, sondern die Hornhaut entwirft durch Spiegelung ein ihr genähertes und vergrössertes Bild der Iris. Mit ihrem Pupillarrande liegt die Iris auf der Linse auf und rückt, wenn sie sich verengert, nach vorn vor, während sie bei der Erweiterung zurückweicht; eine Ortsveränderung, welche durch die Konvexität der vorderen Linsenfläche bedingt ist. Die wirkliche Lage und die Lageveränderungen der Regenbogenhaut lassen sich durch J. Czermak's „Orthoskop“ deutlich nachweisen.

Das Orthoskop ist ein sechseitiges Kästchen, dessen obere und hintere Seite offen und dessen vordere Seite durch eine Glasplatte geschlossen ist. Nachdem die hintere Seite vor dem Auge wasserdicht befestigt ist, wird das Kästchen mit lauwarmem Wasser gefüllt und durch die vordere Wand das Auge beobachtet. Der Einfluss der Hornhaut ist dadurch beseitigt, dass das Wasser mit dem Kammerwasser ziemlich gleiches Brechungsvermögen besitzt.

Von den beiden Muskeln der Iris läuft der Sphincter zirkulär um die Pupille, der Dilatator hat radiale Fasern. Die alleinige Thätigkeit des ersteren verengert, die des letzteren erweitert die Pupille; für gewöhnlich erscheinen beide in mässigem Grade thätig, denn die Lähmung des einen lässt sofort die volle Funktion des anderen hervortreten. Werden beide gleichzeitig durch starke elektrische Schläge gereizt, so verengert sich die Pupille (Ed. Weber); somit erscheint während des Lebens der Sphincter der kräftigeren Wirkung fähig; kurze Zeit nach dem Tode kehrt sich unter den gleichen Bedingungen das Verhältniss um.

Der Sphincter wird vom N. oculomotorius versorgt durch Fasern, die durch das Ganglion ciliare zum Auge verlaufen (das Nähere, sowie den Einfluss des N. trigeminus auf die Pupille s. S. 303 u. 307); der Dilatator wird vom N. sympathicus versorgt, dessen Durchschneidung am Halse zu dauernder Verengerung der Pupille führt. Die Pupillarfasern des Sympathicus haben ein eignes Centrum, das nach BUDGE im Rückenmark in der Höhe der drei ersten Brustwirbel, aus welchen sie durch die vorderen Wurzeln der beiden ersten Brustnerven in die Rami communicantes treten, liegt und das Centrum ciliospinale genannt wird. Wahrscheinlich liegt das Centrum noch höher im verlängerten Mark selbst (SALKOWSKI).

Die Weite der Pupille verändert sich unter folgenden Bedingungen:

1) Bei starkem Lichtreiz verengert sich die Pupille beiderseitig, auch wenn der Reiz nur einseitig gewirkt hat, durch reflektorische Erregung des N. oculomotorius (s. S. 303).

2) Die Pupille verengert sich bei Reizung der sensiblen Trigeminusäste der Nase und des Auges.

3) Die Pupille verengert sich bei der Akkommodation in die Nähe (s. S. 330), wahrscheinlich eine Mitbewegung.

4) Eine Verengerung der Pupille begleitet die Bewegung des Auges nach innen, die ebenfalls als Mitbewegung zu deuten ist.

5) Im Schlafe ist die Pupille verengert; da die meisten Menschen während des Schlafes die Augen nach oben und innen richten, so würde sich diese Verengerung aus 4) erklären, wenn nicht RÜTE Fälle gesehen hätte, in denen Personen mit gerade gestellten Augen und verengerten Pupillen schliefen.

6) Die Pupille verengert sich bei Anämie des Gehirns (KUSSMAUL) wenn die Carotiden oder der Truncus anonymus komprimirt werden: nach einiger Zeit erfolgt Erweiterung; Stauung des venösen Blutes im Kopfe durch Kompression der Jugularvenen bewirkt nur zuweilen Verengerung.

7) Die Pupille erweitert sich während der Asphyxie durch Reizung des Centrum cilio-spinale.

8) Erweiterung der Pupille erfolgt auf Reizung irgend einer Hautpartie der Körperfläche.

9) Die Pupille erweitert sich bei jeder tiefen In- und Exspiration (VIGOUROUX), wahrscheinlich durch Mitbewegung, welche durch Uebergang der Erregung des Athmungscentrums auf das benachbarte cilio-spinale Centrum hervorgerufen wird; auch bei starken Muskelanstrengungen ist Pupillenerweiterung beobachtet worden.

10) Die Pupille verändert sich unter dem Einflusse verschiedener Gifte: a) Atropin erweitert die Pupille (Mydriasis) durch Lähmung des

Sphincter, denn Reizung desselben in der Schädelhöhle vermag die Pupille nicht mehr zu verengern; b) Calabar, Nicotin und Morphium verengern die Pupille (Myosis) entweder durch Lähmung des Dilatator oder durch Reizung des Sphincter.

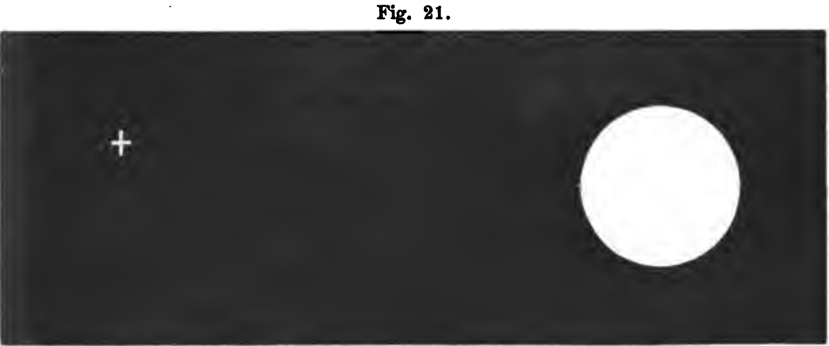
2. Die Gesichtsempfindungen.

Der adäquate Reiz für das Sehorgan ist das Licht, dessen Einwirkung auf die Netzhaut das Sehcentrum vermöge seiner spezifischen Energie mit einer Lichtempfindung beantwortet. Welche Theile der Netzhaut sind aber durch Licht erregbar?

Der Ort der Erregung in der Netzhaut.

Bekanntlich besteht die Netzhaut, abgesehen von den beiden Begrenzungsmembranen, aus 7 verschiedenen Schichten, von denen die innerste die Nervenfaserschicht, die Ausbreitung der Sehnervenfasern, die äusserste die Stäbchen und Zapfenschicht darstellt. Aber nur die Erregung der äussersten Schicht, der Stäbchen und Zapfen, durch das Licht führt zu einer Lichtempfindung, während die anderen Schichten sich unempfindlich gegen den Lichtreiz erweisen. Also nur die Stäbchen und Zapfen sind lichtempfindlich und bilden den Ort der Erregung durch

Fig. 21.



Demonstration des blinden Fleckes im Auge.

das Licht. Der Beweis dafür wird durch folgende Thatsachen gegeben: 1) Die Eintrittsstelle des Sehnerven, die Papilla optica, welche nur aus Nervenfasern besteht, ist blind und ohne Lichtempfindung (Mariotte's blinder Fleck). Schliesst man das linke Auge und fixirt mit dem rechten Auge das Kreuz in Figur 21, indem man aus mässiger Entfernung immer näher heranrückt, so verschwindet der Kreis in einer gewissen Entfernung, um bei noch grösserer Annäherung wieder zu erscheinen.

Wenn wir für gewöhnlich bei monokularem Sehen keine Lücke im Gesichtsfelde bemerken, so kommt dies daher: 1) weil wir von jugendauf gelernt haben, diesen Defekt zu übersehen; 2) der gelbe Fleck, welcher nur aus [redacted] Zapfen besteht, ist auf der Netzhaut der Punkt des schärfsten Sehens (s. oben S. 327), und 3) das Sichtbarwerden der PURKINJE'schen Aderfigur, da die Gefässe der Retina hinter der Nervenfaserschicht, aber vor der Stäbchen- und Zapfenschicht liegen (s. oben S. 336).

Das Unterscheidungsvermögen der Netzhaut.

Wie bei entsprechender Anordnung jeder leuchtende Punkt einem Bildpunkte auf der Netzhaut entspricht, so kann man sich das Bild eines leuchtenden Objektes entstanden denken, aus einer sehr grosser Anzahl nebeneinander gelegener Bildpunkte, die alle den ebenfalls neben einander liegenden leuchtenden Punkten entsprechen. Um aber die einzelnen Punkte des Bildes (resp. des Objektes) in seiner flächenhaften Ausdehnung unterscheiden zu können, müssen sie räumlich von einander getrennt sein und zwar genügt eine Trennung in soweit, dass ein deutlich zu unterscheidender Punkt auf je einen Zapfen in der Netzhaut fällt, der einen Durchmesser von 0·002—0·003 Mm. besitzt (Man übersieht leicht, dass das Unterscheidungsvermögen der Netzhaut dieselbe Bedeutung hat, wie der Ortssinn der Haut; das Verhältniss des ganzen Vorganges ist hier ein höheres, da für die Empfindungskreise der Netzhaut auch schon das anatomische Substrat in den Zapfen gefunden ist, was man bei der Haut noch nicht erreicht hat). Der Versuch hat seinerseits nun auch ergeben, dass zwei Bildpunkte, die von einander unterscheidbar sein sollen, wenigstens 0·002 Mm. aus einander liegen müssen. Da das Unterscheidungsvermögen der Netzhaut auf den Zapfen basirt, und da dieselben in der Netzhaut sehr verschieden dicht stehen, so folgt daraus, dass das Unterscheidungsvermögen der Netzhaut an verschiedenen Punkten durchaus verschieden sein muss. In der That gelten jene Bestimmungen nur für den gelben Fleck, wo dichtgedrängt Zapfen an Zapfen stehen. Weiter entfernt davon wird das Unterscheidungsvermögen immer geringer und es werden daher wirklich scharf nur diejenigen Punkte gesehen, welche sich auf dem gelben Flecke abbilden: „direktes Sehen“, während die übrigen Punkte der Netzhaut viel weniger scharf unterscheiden und demnach weniger deutlich sehen: „indirektes Sehen“. Um nun alle Punkte eines Objektes deutlich sehen zu können, wird das Auge so bewegt, dass die Gesichtslinie das ganze Objekt nach und nach gewissermaassen abtastet.

Die Art der Erregung der Netzhaut.

Mit aller Sicherheit kann man ausschliessen, dass die Lichtwellen selbst mechanisch erregend auf die Netzhaut wirken, denn wir wissen aus der allgemeinen, elektrischen Nervenreizung, dass, wenn die Anzahl von Reizen, die einen Nerven in der Sekunde treffen, über eine gewisse Grenze wächst (nach J. BERNSTEIN ca. 1600 in der Sekunde) eine Erregung überhaupt nicht stattfindet; im Roth treffen aber schon 456 Billionen Lichtschwingungen die Retina. Viel wahrscheinlicher ist es, dass das Licht in den Stäbchen und Zapfen chemische Veränderungen hervorruft, welche ihrerseits zur Nervenerregung führen. Diese Vermuthung ist zur Gewissheit geworden durch die Entdeckung von FR. BOLL, dass die Retina während des Lebens purpurroth ist, im ausgeschnittenen Auge unter dem Einflusse des Lichtes schnell bleicht und gelblich weiss wird, welche Farbe bisher auch der lebenden Retina zugeschrieben worden war. Diese rothe Farbe verdankt die Retina dem „Sehroth“ (BOLL) oder „Sehpurpur“ (KÜHNE), einem Farbstoffe, welcher durch das Licht fortwährend zerstört und immer wieder durch den Stoffwechsel hergestellt wird. Es würde also in der Retina, wie auf einer photographischen Platte, ein substanzielles Bildchen entworfen, das während des Lebens immer wieder verschwindet, und an dessen Stelle bald wieder ein Ersatz des Sehpurpurs stattfindet. In der That ist es KÜHNE gelungen, auf der Retina eines eben ausgeschnittenen Kaninchenauges ein solches substanzielles Bildchen des leuchtenden Objektes, Optogramm genannt, zu fixiren, indem er ein eben ausgeschnittenes Kaninchenauge mit der Cornea gegen das helle Fenster richtete und es nach einiger Zeit der Lichteinwirkung in $5^0/_0$ Alaunlösung legte: auf der Retina zeigte sich eine Photographie des Fensters, die Scheiben hell, das Fensterkreuz dunkelroth. Jener Farbstoff befindet sich indess nur innerhalb der Stäbchen, nicht in den Zapfen, sodass der gelbe Fleck, bekanntlich nur aus Zapfen zusammengesetzt und zugleich der Punkt des schärfsten Sehens, davon frei ist. Man muss deshalb annehmen, dass die Retina noch andere „Sehstoffe“ enthält, welche aber farblos sind.

Zur Uebertragung der Erregung von Zapfen und Stäbchen auf den Opticus stehen die Fasern desselben mit jenen Elementen in direkter Verbindung.

Zeitlicher Verlauf der Netzhauterregung.

Dauert ein Lichteindruck von gleicher Intensität längere Zeit, so nimmt die Wirkung allmälig ab: die Netzhaut „ermüdet“; einige Zeit der Ruhe stellt die Erregbarkeit der Netzhaut wieder her.

Licht von bestimmter Intensität, das auf die Netzhaut einwirkt, muss, um Lichtempfindung hervorzurufen, eine bestimmte Dauer haben,

die aber sehr kurz sein kann, da wir den elektrischen Funken wahrnehmen; andrerseits aber vermag die Empfindung den Reiz zu überdauern, sodass der Reiz nachwirkt; die Dauer der Nachwirkung ist um so grösser, je stärker das einwirkende Licht gewesen, und je weniger ermüdet das Auge ist („Abklingen der Lichtempfindung"). Die Folge davon ist, dass intermittirende Lichtreize, wenn sie in gewissen Intervallen auf einander folgen, sich zu einer gemeinsamen Empfindung summiren und dieselbe Wirkung auf das Auge ausüben, wie eine stetige Beleuchtung: eine feurige Kohle, welche mit einer gewissen Geschwindigkeit im Kreise herumbewegt wird, erscheint als feuriger Kreis.

Aus den beiden Beobachtungen des „Abklingens" und der „Ermüdung" geht hervor, dass intermittirende Lichtreize wirksamer sein müssen, als kontinuirliche Beleuchtung.

Nachbilder. Wenn man einen sehr hellen Gegenstand, z. B. die Sonne, ansieht und plötzlich die Augen schliesst, so schwebt vor den Augen ein deutliches Bild der Sonne: positives Nachbild, welches dadurch hervorgerufen ist, dass die Empfindung die Erregung überdauert. — Nach einiger Zeit erscheinen in dem Nachbilde alle hellen Stellen dunkel und umgekehrt; oder wenn man ein helles Bild auf dunklem Hintergrunde betrachtet und den letzteren plötzlich gegen einen hellen vertauscht, dann sieht man beim Schliessen der Augen ein dunkles Bild auf hellem Hintergrunde: negatives Nachbild, welches seine Entstehung der Ermüdung verdankt, die an den erst beleuchteten Netzhautstellen eingetreten ist, während die anderen Theile der Netzhaut unerregt geblieben waren. Farbige Nachbilder s. unten.

Quantität und Qualität der Lichtempfindung.

Das Licht entsteht durch wellenförmige Schwingungen des Aether's, an denen man, wie an allen Wellen, die Länge und die Elongation (Oscillationsamplitude) der Schwingungen zu unterscheiden hat. Die Grösse der Elongation bestimmt die Quantität oder Intensität der Lichtempfindung, sodass Aetherwellen gleicher Länge, aber ungleicher Elongation, welche die Retina in den Erregungszustand versetzen, die Empfindung eines Lichtes von grösserer oder geringerer Intensität hervorrufen. Die verschiedene Wellenlänge dagegen bestimmt die Qualität der Lichtempfindung, die das Auge als verschiedene Farben unterscheidet.

Die Intensität der Lichtempfindung ist bei gleicher Elongation der erregenden Aetherwellen abhängig: 1) von dem Erregbarkeitszustand der Retina: ein wohlausgeruhtes Auge, das sich längere Zeit im Dunkeln befunden hat, wird schon von einer geringeren Lichtquantität erregt, als ein anderes Auge (Aubert); 2) von der Grösse des Gesichtswinkels (Aubert); 3) von dem Hintergrunde, indem Licht von geringerer Intensität auf dunklem Hintergrunde empfunden wird, auf hellem noch nicht.

Die Differenzen von Lichtintensität, welche wir zu unterscheiden vermögen, sind bei verschiedener absoluter Lichtintensität verschieden gross, am kleinsten bei der Lichtstärke, die wir gewöhnlich beim Lesen, Schreiben, Arbeiten u. s. w. gebrauchen (Helmholtz). Die Stärke der Lichtempfindung ist nicht proportional dem Reize, sondern folgt Fechner's psychophysischem Gesetz (s. unten).

Die Irradiation. Die Irradiation umfasst eine Reihe von Erscheinungen, die das Gemeinsame haben, dass stark beleuchtete Flächen grösser erscheinen, als sie wirklich sind, während die benachbarten dunklen Flächen um gleich viel kleiner aussehen. So erscheinen helle Flächen auf dunklem Grunde vergrössert, z. B. ein weisses Quadrat in der Mitte eines grösseren, dunklen Quadrates, oder enge Löcher und Spalten erscheinen, wenn Licht durch sie fällt, grösser als sie wirklich sind u. dgl. m. Die Irradiation ist besonders stark ausgesprochen, wenn nicht scharf akkommodirt wird. Diese Erscheinung erklärt sich dadurch, dass die Ränder der hellen Flächen über die der benachbarten, dunkleren Flächen gewissermaassen übergreifen, um so mehr, je grösser die Zerstreuungskreise sind, welche von den lichten Flächen im Auge entworfen werden. Diese Zerstreuungskreise bewirken nun, dass am Rande des Netzhautbildes einer hellen Fläche Licht sich weiter verbreitet, als das Bild selbst auf der Netzhaut reicht.

Die verschiedenen Qualitäten des Lichtes, einfaches Licht, welche wir empfinden können, sind fast sämmtlich im Sonnenspektrum enthalten, welches man darstellt, indem man Sonnenlicht, das, wie alle uns bekannten Lichtquellen gleichzeitig Licht von verschiedener Schwingungsdauer, gemischtes Licht, aussendet, durch ein Prisma leitet, durch welches das gemischte weisse Licht in Folge der verschiedenen Brechbarkeit der Lichtwellen verschiedener Länge in seine einfachen Bestandtheile, die einzelnen Farben, zerlegt wird (ausserdem befinden sich im Spektrum dunkle Streifen, die Fraunhofer'schen Linien, welche, dem Sonnenlichte eigenthümlich, von der Absorption der an der Sonnenoberfläche vorhandenen Gase herrühren und zur Orientirung in den einzelnen Farben mit den Buchstaben *A*, *B* u. s. w. bezeichnet worden sind). Das Spektrum beginnt mit dem am wenigsten brechbaren Roth, welches in Orange, d. i. Gelbroth übergeht, darauf folgt ein schmaler Streifen von reinem Gelb, dann Grün, Cyanblau, Indigoblau und am anderen Ende des Spektrums Violett, dessen Strahlen am stärksten brechbar sind. Als ganz reine Farben sind aber nur Roth, Gelb, Grün, Blau, Violett zu unterscheiden, deren jede eine von der der anderen durchaus verschiedene Empfindung erzeugt, während die dazwischen liegenden allmälig in einander übergehen, sodass zwei Farben einander um so verwandter zu sein scheinen, je näher sie im Spektrum aneinander liegen.

Die Farbenempfindung ist neben der Wellenlänge der Aetherschwingungen noch abhängig: 1) von der Grösse des Gesichtswinkels; bei einer gewissen Kleinheit desselben sind Farben gar nicht zu unterscheiden. Für die verschiedenen Farben ist dieser Gesichtswinkel von ver-

schiedener Grösse: des kleinsten Gesichtswinkels bedarf Gelb, des grössten Blau; 2) von der Intensität der Beleuchtung, welche für die verschiedenen Farben ebenfalls verschieden gross ist und zwar muss sie um so stärker sein, je näher die Farben dem brechbaren Ende des Spektrums liegen; andrerseits nähern sich bei zunehmender Intensität der Beleuchtung die einfachen Farben dem Weiss oder Weissgelb; 3) von dem Hintergrunde: auf dunklem Hintergrunde sind Farben leichter zu unterscheiden als auf hellem.

Das Gesetz der Ermüdung gilt für farbiges Licht ebenso, wie für weisses Licht.

Das Spektrum enthält ausser den eben angegebenen noch ultrarothe und ultraviolette Strahlen, die nicht wahrnehmbar sind, entweder weil sie von den brechenden Medien des Auges absorbirt werden oder weil nur Strahlen von einer gewissen Länge eine Lichtempfindung zu erzeugen vermögen. Das erstere ist bei den ultrarothen Strahlen der Fall, welche, nur durch empfindliche Thermosäulen nachweisbar, wegen ihrer erwärmenden Wirkung als Wärmestrahlen des Spektrums bezeichnet werden. Der andere Fall trifft für die ultravioletten Strahlen zu, welche wesentlich nur durch ihre chemischen Wirkungen erkennbar, unsichtbare chemische Strahlen des Spektrums genannt werden (eine praktische Anwendung von ihnen macht die Photographie). Nach Helmholtz sind die ultravioletten Strahlen nicht unsichtbar, wenn sie auch das Auge viel schwächer affiziren, als die anderen Strahlen. Sie werden nämlich sichtbar, wenn man die leuchtenden Strahlen des Spektrums (wie der mittlere deutlich sichtbare Theil des Spektrums auch bezeichnet wird) durch geeignete Apparate vollständig entfernt oder noch besser durch Fluorescenz, indem man mit ultraviolettem Lichte eine Chininlösung beleuchtet, welche dann weissbläulich leuchtend wird.

Farbenmischung.

Wenn zwei Farben des Spektrums mit einander gemischt werden, so erhält man:

1) Farbenempfindungen, welche im Spektrum noch nicht vorhanden sind, nämlich:

a) Purpurroth, das durch Mischung der beiden äussersten Farben des Spektrums, des Roth und des Violett entsteht.

b) Weiss, das durch Zusammensetzung verschiedener Paare von einfachen Farben entsteht; man nennt die Farben, welche, in einem bestimmten Verhältniss mit einander gemischt, Weiss geben, Komplementärfarben. Unter den Spektralfarben sind komplementär:

Roth und Grünlich Blau,
Orange und Cyanblau,
Gelb und Indigblau,
Grünlich Gelb und Violett.

2) Farbenempfindungen, welche im Spektrum schon vorhanden sind und Mischfarben genannt werden; dieselben unterscheiden sich von

den homogenen Spektralfarben nur durch ihre geringe **Sättigung**, d. h. sie erscheinen mit einem Anflug von Weiss. Es gelten für sie folgende Regeln (Helmholtz): a) Mischt man zwei einfache Farben, die im Spektrum weniger von einander entfernt sind, als Komplementärfarben, so erhält man als Mischfarbe eine Farbe, die zwischen den beiden Farben liegt, welche um so weniger gesättigt ist, je grösser der Abstand der gemischten Farben in der Spektralreihe ist, um so gesättigter, je geringer er ist. b) Werden dagegen zwei Farben gemischt, die im Spektrum weiter von einander abstehen, als Komplementärfarben, so erhält man Purpur oder solche Farben, die zwischen einer der gemischten und dem entsprechenden Ende des Spektrums liegen. Die Mischfarbe ist in diesem Falle um so gesättigter, je grösser der Abstand der gemischten Farben ist, und um so weniger gesättigt, je geringer er ist.

Werden Mischfarben selbst wiederum mit einander gemischt, so gehen daraus keine neuen Farben mehr hervor, sondern nur solche, wie sie die gleichen Spektralfarben liefern, nur erscheinen sie mehr oder weniger gesättigt, als die Mischfarben.

Die Erscheinungen, welche bei der Lehre von den Mischfarben hervortreten, lassen sich in drei Grundsätze zusammenfassen:

1) **Jede beliebig zusammengesetzte Mischfarbe muss gleich aussehen, wie die Mischung einer bestimmten gesättigten Farbe mit Weiss.**

2) **Wenn von zwei zu vermischenden Lichtern das eine sich stetig ändert, ändert sich auch das Aussehen der Mischung stetig.**

3) **Gleich aussehende Farben gemischt geben gleich aussehende Mischungen.**

Die Qualität eines jeden Farbeneindruckes ist vollständig bestimmt durch die **Lichtstärke**, den **Farbenton** und den **Sättigungsgrad**.

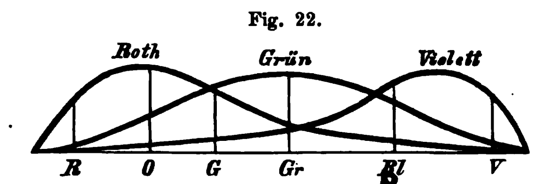
Der Ruhezustand der Retina erregt uns die Empfindung der Dunkelheit.

Methoden der Farbenmischung. Zur Mischung von Farben bedient man sich folgender drei Methoden: 1) Man kreuzt Spectra über einander in der Weise, dass entweder einzelne oder mehrere derselben sich decken; 2) man legt zwei farbige Quadrate vor sich hin auf den Tisch und hält eine Glasplatte so vor sein Auge, dass man das eine Quadrat direkt und das andere im Spiegelbilde sieht: die beiden Bilder decken und ihre Farben mischen sich; 3) die Methode des Farbenkreisels, auf dem man Scheiben schnell rotiren lässt, welche mit verschiedenfarbigen Sektoren versehen sind (Maxwell). Da die Empfindung den Reiz überdauert, so werden sich bei genügend schneller Rotation die Farben der einzelnen Sektoren mischen (diese Farbenmischung ist nicht zu verwechseln mit der Mischung farbiger Pigmente, bei der nur Mischfarben zum Vorschein kommen können, welche beide Farbstoffe durchlassen oder reflektiren).

Theorien der Farbenempfindung.

Man würde gegen das Gesetz von den spezifischen Energien verstossen, wollte man annehmen, dass die Netzhaut in allen ihren Theilen von den verschiedenen Farben in verschiedener spezifischer Weise erregt werden könnte, um die vielen Farbenempfindungen, die wir auffassen, hervorzurufen. Dagegen nimmt die Theorie von YOUNG-HELMHOLTZ in weiterer Ausführung der Lehre von den spezifischen Energien an, dass es in der Netzhaut drei verschiedene Nervenfasern giebt, welche durch die drei Farben Roth, Grün, Violett, die mit einander gemischt Weiss geben, verschieden stark erregt werden können, wie es die Fig. 22 wiedergiebt, wo in horizontaler Richtung die Spektralfarben in ihrer natür-

Fig. 22.



Graphische Darstellung der YOUNG-HELMHOLTZ'schen Farbentheorie.

lichen Reihenfolge aufgetragen zu denken sind, während die erste Kurve die Erregungsstärke der rothen, die zweite die der grünen und die dritte die der violetten Fasern darstellen soll. Wir gelangen damit zu drei **Grundempfindungen**, durch deren Mischung bei ungleich starker Erregung sich alle **Farbenempfindungen** hervorrufen lassen; nur Weiss würde bei gleich starker Erregung aller drei Empfindungen entstehen können.

Diese Hypothese wird gestützt: 1) durch die Beobachtung, dass die Peripherie der Netzhaut für die rothe Farbe unempfindlich zu sein scheint; wenn man eine Stange rothen Siegellacks von hinter dem Gesichtsfelde her, während das Auge geradeaus sieht, nach vorn bewegt, bis sie eben am Rande des Gesichtsfeldes wahrgenommen wird, so erscheint sie nicht roth, sondern schwarz; plötzlich wird sie roth, wenn sie noch weiter vorwärts bewegt wird; 2) durch die Farbenblindheit, die darin besteht, dass einzelne Personen gewisse Farben nicht empfinden können; am häufigsten wird Roth nicht empfunden: **Rothblindheit**; solche Individuen sehen im Spektrum nur zwei Farben, die sie Blau und Gelb nennen. Für eine solche Person lassen sich alle von ihr empfundenen Farben aus Grün und Violett ableiten. Neben vollständigem Mangel an Roth kommen verschiedene Grade von Rothblindheit vor, wo die Empfindlichkeit für roth mehr oder weniger erhalten ist.

Farbige Nachbilder. Wenn man längere Zeit ein farbiges Objekt betrachtet und dann das Auge auf eine weisse Fläche wendet, so sieht man **farbige** Nachbilder, die **positiv** sind, wenn sie mit dem Objekte gleich gefärbt erscheinen, **negativ**, wenn sie komplementär zu dem Objekte gefärbt sind. Das positiv farbige Nachbild beruht auf der Nachwirkung des Reizes; das negative ist dadurch

hervorgerufen, dass die Fasern, welche durch die Farbe des Objektes ganz besonders erregt werden, ermüden und durch das auf sie fallende weisse Licht am schwächsten erregt werden, während die anderen Elemente der Netzhaut in normaler Weise gereizt werden, worauf dann die komplementäre Farbe hervortritt. Auch weisse Objekte geben farbige Nachbilder, in denen die Farben vielfach wechseln: farbiges Abklingen der Nachbilder, indem das Nachbild für alle Farben nicht gleichmässig und gleichzeitig schwindet, woraus sich immer neue Farbenkombinationen ergeben müssen.

Da die Komplementärfarben auch Kontrastfarben genannt worden sind, so werden die farbigen negativen Bilder auch als successiver Kontrast bezeichnet im Gegensatz zum simultanen Kontrast, der entsteht, wenn zwei verschiedene Helligkeiten oder Farben im Gesichtsfelde nicht nach einander, sondern neben einander gleichzeitig erscheinen. Der wesentliche Unterschied dieses Kontrastes gegen den successiven besteht darin, dass hier zwei differente Netzhautstellen neben einander von verschiedenen Farben getroffen werden, dort dieselbe Netzhautstelle nacheinander von zwei Farben beleuchtet wird. Am deutlichsten tritt derselbe bei Betrachtung der farbigen Schatten hervor. Entwirft man auf weissem Grunde von einem vertikalen Stabe von entgegengesetzten Seiten her den Schatten des Tageslichtes und den einer Kerzenflamme, so erscheint der erstere, der von dem weissen Tageslichte sein Licht erhält, nicht weiss, sondern blau, komplementär zur Farbe des Grundes, welche weissliches Rothgelb ist, da der Grund von dem weissen Tageslichte und dem rothgelben Kerzenlichte beschienen ist.

Ferner erscheint weisses Licht grün, wenn gleichzeitig roth auffällt; es erscheint violett, wenn gleichzeitig gelb auffällt u. s. w.

Es scheint, dass die verschiedenen Qualitäten der Empfindung im Centrum auf einander induzirend wirken, wenn zwei Qualitäten neben einander entstehen.

Eingehenderes Studium der „Farbenblindheit“ hat zur Kenntniss einer Reihe von Thatsachen geführt, welche der YOUNG-HELMHOLTZ'schen Farbentheorie gewisse Schwierigkeiten bereiten. Um diese zu überwinden, hat E. HERING eine andere Theorie folgenden Inhalts aufgestellt. Nach diesem Autor giebt es sechs einfache oder Grundempfindungen und zwar weiss und schwarz, roth und grün sowie gelb und blau, durch deren Mischung alle vorhandenen Empfindungen gewonnen werden können. Schwarz und weiss in verschiedenen Verhältnissen gemischt geben alle Uebergänge vom reinsten Weiss bis zum tiefsten Schwarz. Wenn die Grundfarben roth und grün, oder blau und gelb paarweise gemischt werden, so enthält die Mischung keine der ursprünglichen Farben mehr, sondern diese beiden Paare von Farben heben sich auf, vernichten einander und niemals sind beide Farben nebeneinander darin deutlich zu erkennen. Zwei solche Farben, die niemals beide zugleich in einer Gesichtsempfindung deutlich sind, nennt HERING Gegenfarben. Dazu kommt, dass jede farbige Gesichtsempfindung immer zugleich noch mehr oder weniger deutliches Weiss, Schwarz oder Grau enthält, sodass bei der Mischung von Gegenfarben nicht Empfindungslosigkeit, sondern eine weissliche Lichtempfindung entsteht.

Als Substrat dieser Empfindungen lässt HERING die „Sehsubstanz“

aus einem Gemisch chemisch verschiedener Substanz bestehen, welche als schwarz-weisse, roth-grüne und blau-gelbe Sehsubstanz bezeichnet werden und die in fortwährender Zerstörung („Dissimilirung“) und Regeneration („Assimilirung“) begriffen sind. Der Verbrauch der entsprechenden Sehsubstanz ruft die eine, die Regeneration die andere Farbenempfindung hervor; z. B. die Dissimilirung der schwarz-weissen Sehsubstanz ruft „weiss“, die Assimilirung ruft „schwarz“ hervor. Fehlen der Rothempfindung bedingt eo ipso auch den Ausfall von Grün (Roth-Grünblindheit); ebenso verhält es sich für Blau und Gelb (Gelb-Blaublindheit). Endlich muss ein total farbenblindes Auge Alles in Grau sehen.

8. Die Gesichtswahrnehmungen.

Die Gesichtsempfindungen benutzen wir, um durch gewisse psychische Thätigkeit uns eine Vorstellung von der Existenz, Form und Lage äusserer Objekte zu machen. Eine solche Vorstellung nennen wir eine Gesichtswahrnehmung. Dieselbe setzt sich demnach aus drei Akten zusammen, welche an drei anatomisch gesonderten Stationen sich abspielen, nämlich der photochemischen Entstehung des Bildes in der Netzhaut, der durch die Erregung hervorgerufenen Gesichtsempfindung im Sehcentrum und der hinzutretenden psychischen Thätigkeit in der Grosshirnrinde. Diese psychische Thätigkeit besteht in einem Schlusse, der ein unbewusster Schluss ist, weil er nicht ein Akt des bewussten Denkens, sondern der Erfahrung ist (s. oben S. 314).

Folge dieser Erfahrung ist es, dass wir im Sinne des Gesetzes von der exzentrischen Empfindung die Wahrnehmungen nach aussen verlegen und zwar jedesmal in der Verlängerung der Richtungslinien des Netzhautbildes, sodass wir die Objekte aufrecht sehen, trotz der verkehrten Netzhautbilder, von denen wir ja keine Kenntniss haben.

Die Fläche, in die wir alle die durch die Erregung der Netzhaut hervorgerufenen Empfindungen hineinverlegen, projiziren, nennt man das „Gesichtsfeld“, welches wir fortwährend sehen, so lange von demselben Erregungen ausgehen, welches aber „schwarz“ erscheint, wenn solche fehlen.

Auf diesem Erfahrungsgesetze, der Projektion der Empfindungen in das Gesichtsfeld, beruhen eine Reihe von optischen Täuschungen, wie das objektive Sehen der Nachbilder, die objektiven Lichterscheinungen auf irgend welche Reizung des N. opticus, sowie phantastische Gesichtserscheinungen, Halluzinationen u. s. w., die durch innere, auf die lichtempfindenden Elemente wirkende Ursachen, wie höheren intraoculären Druck im Fieber u. s. w. hervorgerufen werden können: in allen diesen Fällen werden subjektive Empfindungen durch Projektion in's Gesichtsfeld objektivirt.

Die Augenbewegungen.

Da die Augenbewegungen für die Gesichtswahrnehmungen eine wesentliche Bedeutung besitzen, so müssen sie hier schon ihren Platz finden.

Die folgenden Bezeichnungen, deren wir uns weiterhin noch bedienen werden, sollen zunächst definirt werden: Wir betrachten das Auge als eine Kugel, welche den einen ihrer Pole, der im Scheitel der Cornea liegt, nach vorn kehrt, während der andere in entgegengesetzter Richtung nach hinten gelegen ist. Die beiden senkrecht zu einander durch die Pole in vertikaler und horizontaler Richtung gelegten grössten Kreise heissen die vertikalen resp. horizontalen Meridiane, welche das Auge, also auch die Retina in vier Quadranten trennen und deshalb auch vertikale und horizontale Trennungslinien genannt werden. Der senkrecht zu den Meridianen durch die Queraxe des Auges gelegte grösste Kreis heisst der Aequator. Die durch die bezeichneten grössten Kreise gelegten Ebenen erhalten die entsprechenden Bezeichnungen. Der vertikale Durchmesser des Aequators heisst die Höhenaxe, wie der horizontale Durchmesser die Queraxe des Auges heisst.

Das Auge kann in der Augenhöhle, wie der Gelenkkopf eines Gelenkes in der Pfanne, nach sehr vielen Richtungen bewegt werden. Diese Bewegungen, bei welchen eine Seite des Augapfels in die Augenhöhle zurücktritt, während eine andere heraustritt, werden um den Drehpunkt des Auges ausgeführt, der in der Augenaxe gelegen nach den Bestimmungen von DONDERS 10·957 Mm. vom Scheitel der Hornhaut entfernt ist. Man nennt Blicklinie die Verbindungslinie des Drehpunktes mit dem fixirten Punkte (Blickpunkt) und die „Primärstellung" der Augen diejenige, in welcher die Blicklinien horizontal und parallel gerichtet sind. Blickebene heisst die durch die beiden Blicklinien gelegte Ebene und die Verbindungslinie der beiden Drehpunkte ihre Grundlinie. Die Medianebene des Kopfes schneidet die Blickebene in der Medianlinie der Blickebene.

Der Blickpunkt kann gehoben und gesenkt werden; das von ihm durchlaufene Feld, das Blickfeld, kann man sich als Theil einer Kugeloberfläche denken, deren Mittelpunkt im Drehpunkt liegt. Der Grad der Erhebung oder Senkung der Blickebene wird gemessen durch den Winkel, den sie jedesmal mit ihrer Primärstellung macht; derselbe wird positiv gerechnet, wenn die Blickebene nach oben, und negativ, wenn sie nach unten verschoben ist.

Die Blicklinien können in der Blickebene lateral- oder medianwärts abweichen; die Grösse dieser Abweichung wird durch den Winkel gemessen, welchen die Blicklinie mit der Medianlinie der Blickebene bildet (Seitenwendungswinkel); der Werth desselben ist positiv, wenn die Abweichungen des hinteren Theiles nach rechts, negativ, wenn sie nach links geschehen (Man nennt die Erhebung oder Senkung und die seitliche Abweichung die „Sekundärstellung der Augen"). Durch diese

beiden Winkel ist jedesmal wohl die Lage der Blicklinie, aber noch nicht die Stellung des Auges gegeben, indem der Augapfel noch beliebig viele Drehungen um die Blicklinie als Axe ausführen könnte, ohne dass diese ihre Lage verändert. Solche Drehungen werden **Raddrehungen** genannt, weil die Iris sich dabei wie ein Rad dreht. Dieselben werden durch den **Raddrehungswinkel** bestimmt, welcher durch den **Netzhauthorizont** in seiner jeweiligen Augenstellung gegen die Blickebene in ihrer Primärlage gegeben ist (der Netzhauthorizont ist eine Ebene, gelegt durch den Meridianschnitt des Auges, welcher letztere mit der Blickebene in ihrer Primärstellung zusammenfällt); der Werth des Raddrehungswinkels ist positiv, wenn die Raddrehung von vorn gesehen in der Richtung des Zeigers der Uhr geschieht, negativ bei umgekehrter Richtung (Durch die Raddrehungen gelangen die Augen in die „**Tertiärstellung**").

Diese drei Winkel bestimmen nun die jedesmalige Stellung des Auges vollständig, doch vereinfacht sich das Verhältniss noch dadurch, dass bei der von uns angegebenen Primärstellung nach Donders der Raddrehungswinkel eine Funktion der beiden anderen Winkel, also mit diesen auch schon selbst gegeben ist. Nach Helmholtz sind alle Augenstellungen aus folgenden Gesetzen abzuleiten: 1) „Reine Erhebung oder Senkung des Auges ohne Seitenabweichung oder reine Seitenabweichung ohne Erhebung und ohne Senkung bringt keine Raddrehung hervor"; 2) „wenn der Erhebungs- und Seitenwendungswinkel dasselbe Vorzeichen haben, ist die Drehung negativ, wenn jene ungleiches Vorzeichen haben, ist die Drehung positiv". Die beiden Sätze besagen also, dass bei blosser Erhebung oder Senkung des Blickes, sowie bei seitlicher Wendung des Blickes aus der Primärstellung der Netzhauthorizont in der Blickebene bleibt; dagegen neigt sich bei den Raddrehungen der Netzhauthorizont unter die Blickebene.

Die Grösse der Raddrehung ist abhängig von der Summe der Hebung und Abweichung, durch deren Zunahme sie ebenfalls wächst.

Um sich von der Richtigkeit dieser Thatsachen zu überzeugen, bedient man sich nach Rüte am besten der Nachbilder. Man stelle sich einer Wand gegenüber, die mit einer Tapete überzogen ist, auf welcher sich horizontale und vertikale Linien unterscheiden lassen; die Farbe der Tapete sei etwa matt blassgrau, damit man unschwer auf derselben Nachbilder erkennen kann. In der Höhe der Augen des Beobachters wird auf die Tapete ein farbiges Band, etwa grell roth, von 2 bis 3 Fuss Länge in horizontaler Richtung ausgespannt, dessen Mitte der Beobachter eine kurze Zeit fixirt, um dann, ohne den Kopf zu bewegen, die Augen nach einer anderen Stelle der Wand zu wenden. Er sieht dort ein Nachbild des Bandes, das entweder horizontal oder gegen die Horizontale geneigt ist, wie sich durch Vergleichung mit den horizontalen Linien der Tapete bestimmen lässt. Das Nachbild ist horizontal, wenn der Beobachter gerade nach oben und unten oder nach rechts und links gesehen hat; es erscheint gegen die Horizontale geneigt,

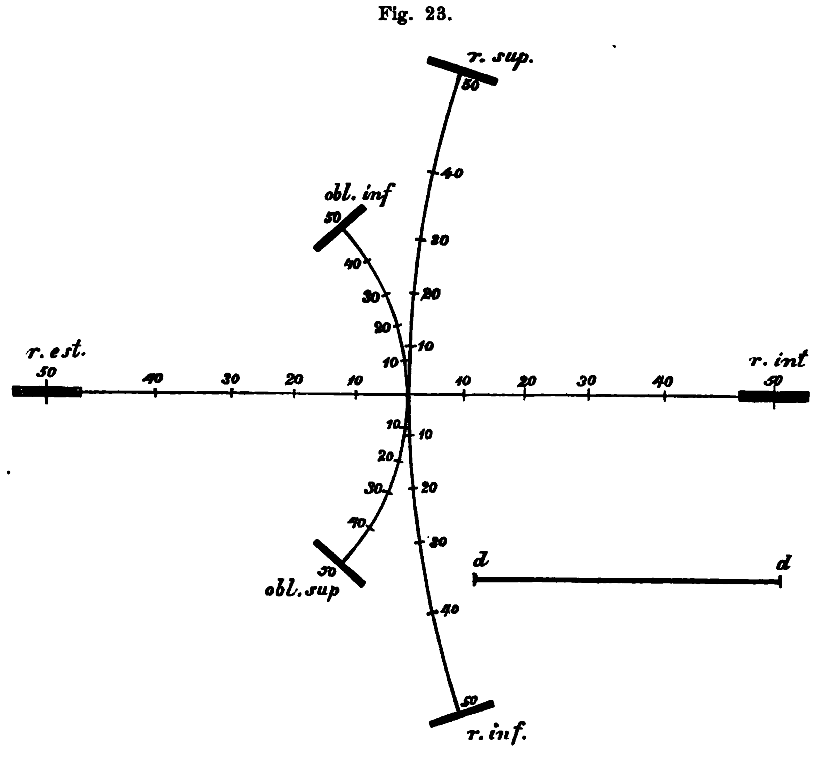
wenn die Augen Raddrehungen ausgeführt haben, und zwar, wenn er nach rechts und oben oder nach links und unten sieht, so ist das Nachbild nach links gedreht, d. h. sein linkes Ende steht tiefer als das rechte verglichen mit den horizontalen Tapetenlinien; blickt er nach links oben oder nach rechts unten, so ist das Nachbild umgekehrt.

Die Erklärung ist folgende: das Nachbild entwickelt sich auf den Punkten der Netzhaut, die dem Netzhauthorizont angehören, und bezeichnet somit diejenigen Theile im Gesichtsfelde, auf denen bei Bewegungen des Auges sich der Netzhauthorizont projizirt. Dagegen geben die horizontalen Linien der Tapete, als Schnittlinien der Blickebene mit der Wand, die Projektion der Blickebene auf die Tapete, sodass die Lage des Nachbildes gegen diese Linien, auch die Stellung des Netzhauthorizontes gegen die Blickebene wiedergiebt.

Die Wirkung der Augenmuskeln.

Die Bewegungen des Auges werden durch sechs Muskeln ausgeführt, welche mit Ausnahme des unteren, schiefen Muskels um das Sehloch

Fig. 23.



Wirkung der Augenmuskeln.

herum entspringen und zu dem Bulbus hinziehen, um sich an der Sclera zu inseriren. Die vier geraden ziehen in gerader Richtung dort hin und

befestigen sich hier 2–3''' vom Hornhautrande entfernt; von den beiden schiefen Muskeln läuft der obere über die Rolle und gelangt schief nach hinten und aussen verlaufend zur Sclera, während der untere schiefe am inneren Augenhöhlenrande entspringt und nach aussen, oben und hinten verläuft, um sich gegenüber dem vorigen an der Sclera zu befestigen. Diese sechs Muskeln stellen drei Antagonistenpaare dar, welche von den Mm. rectus externus und internus, Mm. superior und inferior, Mm. obliquus superior und inferior gebildet werden. Den Weg, welchen ihre Insertionspunkte in einer zur Primärstellung senkrechten Ebene zurücklegen würden, wenn das Auge dem Zuge des einzelnen Muskels folgen würde, ist in Fig. 23 wiedergegeben. Der Drehpunkt des Auges befindet sich senkrecht über dem Mittelpunkt der Figur in der Entfernung der nebengezeichneten Linie *dd*. Die starken Striche am Ende des zurückgelegten Weges zeigen die Linie, deren Bild bei der betreffenden Lage des Auges auf den Netzhauthorizont fallen würde. Die Zahlen bedeuten die Winkelgrade, um welche das Auge bis zu dem betreffenden Punkte durch den entsprechenden Muskel gedreht worden ist.

Es folgt direkt aus der Figur, dass zu einer senkrechten Erhebung der Blickrichtung die beiden Muskeln, der M. rect. superior und der M. obliquus inferior nothwendig sind, ebenso wie zur senkrechten Senkung der M. rect. inf. und der M. obliq. superior eintreten müssen. Nur für die Bewegung nach aussen und innen genügt die Thätigkeit des M. rect. externus resp. internus. Ebenso ist deutlich, dass zur Diagonalstellung des Auges jedesmal drei Muskeln nöthig sind, z. B. für die Erhebung nach aussen und oben: die Mm. rect. externus, obliq. inferior, rect. superior; u. s. w.

Während jedes Auge allein eine sehr grosse Zahl von verschiedenen Stellungen einnehmen kann, ist dasselbe für gleichzeitige Bewegungen beider Augen nicht der Fall, sondern dieselben sind auf eine bestimmte Anzahl beschränkt. So sind ausgeschlossen: 1) gleichzeitige Erhebung des einen und Senkung des anderen Auges, 2) gleichzeitige Divergenz beider Sehaxen, 3) gleichzeitige Raddrehung nach entgegengesetzten Seiten. Ausserdem besteht eine enge Beziehung zwischen der Konvergenz der Sehaxen und dem Akkommodationsapparate, die sich darin ausspricht, dass mit der Zunahme der Konvergenz der ersteren die Thätigkeit des letzteren ebenfalls wächst. Demnach besteht eine bestimmte Kombination von Innervationsvorgängen nicht allein bei der Bewegung des einen, sondern vorzüglich bei der beider Augen, die aber nicht angeboren, sondern anerzogen ist, dadurch, dass wir gelernt haben, unseren Augen eine solche Stellung zu geben, dass sie gleichzeitig auf einen Punkt gerichtet sind.

Der Beweis für die letzte Behauptung liegt darin, dass man umgekehrt jene abnormen Augenstellungen durch Uebung erlernen kann oder jeder Zeit dadurch

hervorbringen kann, dass man zwei gleiche schwach brechende Glasprismen so vor beide Augen nimmt, dass die brechenden Winkel (die dünnsten Stellen der Prismen) nach unten sehen und durch sie entfernte Gegenstände betrachtet werden können.

Bei einzelnen Personen kommen solche abnorme Augenstellungen vor; man nennt diese Art des Sehens: Schielen, Strabismus.

Die Wahrnehmung der Tiefendimension.

Die Betrachtung mit einem Auge giebt uns immer nur flächenhafte Ansichten von den Objekten des Gesichtsfeldes, an denen man eine Ausdehnung in die Höhe und Breite unterscheidet und deren Richtung durch die Visirlinie bestimmt ist. Sobald wir aber auch den Abstand jedes gesehenen Punktes im Gesichtsfelde bestimmen können, so tritt zu der Erkenntniss der Flächendimension noch die Kenntniss der dritten, der Tiefendimension, also auch die des Raumes. Die Schätzung des Abstandes oder der Entfernung geschieht nun in folgender Weise: 1) So lange die gesehenen Gegenstände uns von anderwärts her bekannt sind, kann ihr Abstand aus der Grösse des Netzhautbildes geschätzt werden, denn dasselbe ist um so grösser, je näher der Gegenstand dem Auge liegt; bei uns unbekannten Gegenständen lässt uns dies Hülfsmittel im Stich. 2) Innerhalb mässiger Entfernung, wo jede Verschiebung eines Objektes im Gesichtsfelde eine Akkommodationsthätigkeit verlangt, um das Objekt immer wieder deutlich sehen zu können (s. oben S. 329), kann man aus der Grösse der Anstrengung, welche der Akkommodationsmuskel (Muskelgefühl) machen muss, erkennen, dass ein Punkt dem Auge näher liegt, als ein anderer und dadurch erfahren, dass zwei oder mehrere Punkte in verschiedener Entfernung vom Auge liegen, worauf hin auf die Tiefendimension geschlossen werden kann. 3) Betrachtet man denselben Gegenstand mit einem Auge von zwei verschiedenen Standpunkten aus, so wird er jedesmal in einer anderen Richtung erscheinen und der Durchschnittspunkt der beiden Richtungslinien bestimmt dann seine Lage im Raume vollständig. Auf diese Weise lässt sich durch successive Betrachtung auch sein Abstand vom Auge erkennen. 4) Das Sehen mit beiden Augen, das im Prinzip gleichwerthig ist mit der monokularen Betrachtung von verschiedenen Standpunkten aus, da jedes der beiden Augen thatsächlich von einem anderen Orte aus denselben Gegenstand betrachtet. Doch übertrifft die Leistung beider Augen die des einen um Vieles.

Sehen mit beiden Augen.

Beim Sehen mit beiden Augen verlegen wir den Ort des leuchtenden Punktes in den Durchschnittspunkt der beiden Gesichtslinien.

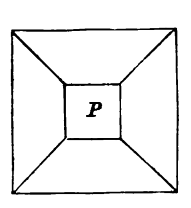
Aus der Grösse des Gesichtswinkels (des Winkels, den die beiden Gesichtslinien mit einander bilden) oder vielmehr aus der Grösse der Anstrengung, welche die Augenmuskeln machen müssen, um die nothwendige Konvergenz der Sehaxen (oder Gesichtslinien) zu erzeugen, machen wir einen unbewussten Schluss auf die absolute Entfernung des leuchtenden Punktes. Auf diese Weise gelangt man sehr sicher zur Wahrnehmung der Tiefendimension und damit auch zu der des Raumes.

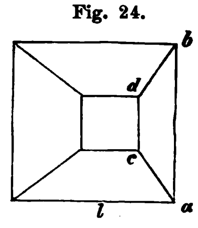
Der Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung liegt darin, 1) dass leuchtende Objekte, welche in unendlicher Entfernung liegen, sodass die Sehaxen sich nicht schneiden können, sondern parallel verlaufen, wie z. B. die Sterne nicht räumlich oder körperlich, sondern flächenhaft erscheinen; 2) dass die Unterscheidung der Entfernung im Allgemeinen um so weniger genau ist, je entfernter die Gegenstände liegen und umgekehrt, weil die Konvergenz der Sehaxen, wenn sehr entfernte Objekte gemustert werden, nur sehr geringe Veränderungen erfährt, während bei der successiven Betrachtung naher Objekte die Konvergenz rasch wechselt.

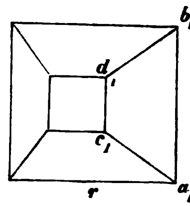
Um nun die Gegenstände im Gesichtsfelde selbst räumlich oder körperlich zu sehen, wird das Objekt nach allen drei Dimensionen (Höhe, Breite und Tiefe) vermittelst der Gesichtslinien nach und nach abgetastet. Da man aber selbst bei der äusserst kurzen Beleuchtung eines Objektes durch den elektrischen Funken denselben räumlich aufzufassen vermag (Dove), obgleich dies Herumführen der Gesichtslinien an dem Objekte einige Zeit in Anspruch nimmt, so müssen wohl noch andere Hülfsmittel für die räumliche Auffassung vorhanden sein.

Dieses Hülfsmittel besteht darin, dass die beiden Augen bei dem verschiedenen Standpunkte, den sie im Kopfe einnehmen, verschiedene perspektivische Bilder desselben Objektes sehen, welche in gesetzmässiger Weise gegen einander verschoben erscheinen, und zwar wird im Allge-

Fig. 24.







Perspektiorische Betrachtung der Pyramide P.

meinen von zwei hintereinander befindlichen Objekten das nähere gegen das entferntere vom rechten Auge mehr nach links, vom linken mehr nach rechts verlegt. Betrachtet man z. B. von obenher die abgestumpfte vierseitige Pyramide *P* Fig. 24, so wird, wenn die Medianebene des Kopfes genau die Mitte der Pyramide schneidet und das linke Auge geschlossen ist, das obere Quadrat wie in *r* nach links verschoben sein;

betrachten wir sie mit dem linken Auge, so erscheint es, wie in *l*, nach rechts verschoben.

Bei Betrachtung der Pyramide *P* mit beiden Augen sieht demnach das rechte Auge ein Bild der Pyramide wie in *r*, das linke wie in *l*; aus dieser scheinbaren Verschiebung des kleinen gegen das grosse Quadrat schliessen wir, dass sie sich in einem gegenseitigen Abstand von einander befinden und kommen damit zu einer körperlichen Ansicht der Pyramide, indem gleichzeitig beide Bilder zu einem einzigen verschmelzen (Ueber die Verschmelzung zweier Bilder s. unten: Einfachsehen).

Das Stereoskop.

Das Stereoskop zeigt nun in der That, dass zwei flächenhafte Bilder den Eindruck eines körperlichen Objektes hervorrufen, wenn sie stereoskopisch gezeichnet sind, d. h. Bilder, von denen je zwei zusammengehörige die beiden Ansichten darstellen, welche das rechte und linke Auge desselben Beobachters von einem Objekte haben.

Wheatstone, der Erfinder des Stereoskopes, konstruirte sein Spiegelstereoskop, indem er zwei Spiegel schräg unter rechtem Winkel gegeneinander aufstellte, in welchen die beiden Augen die zu beiden Seiten der Spiegel senkrecht in genügender Entfernung aufgestellten stereoskopischen Bilder betrachteten und ein körperliches Objekt wahrnahmen. Das Wheatstone'sche Stereoskop ist von dem Brewster'schen vollständig verdrängt, in welchem statt der beiden Spiegel zwei Glasprismen sich befinden, durch welche beide Augen die stereoskopischen Bilder betrachten, wie Figur 25 lehrt.

Fig. 25.

Brewster's Stereoskop.

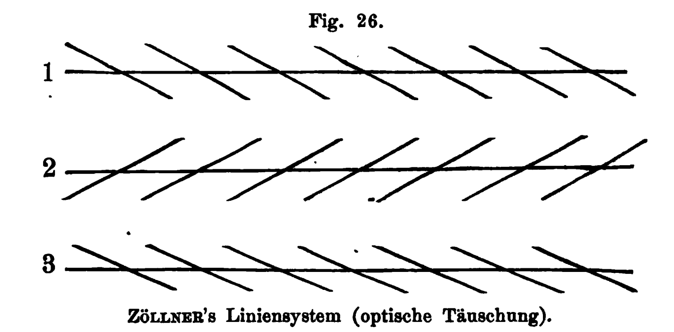
In Fig. 25 werden die beiden Strahlen *a b*, die von den Objekten *l* und *r* kommen, durch die Prismen *s* und *s* gebrochen, dass sie den beiden Augen *L* und *R* von *c* her zu kommen scheinen. Beide Bilder werden daher in *p* vereinigt, wo jedes Auge das ihm entsprechende Bild zu erblicken glaubt, und so verschmelzen beide zu einem körperlichen Bilde.

Bei der Schätzung der Entfernung werden auch gewisse Erfahrungen über die Grösse von Personen, Thieren u. s. w. benutzt; wir kennen ihre natürliche Grösse und wissen, dass sie klein erscheinen, wenn sie sich in grösserer Entfernung befinden. Wir schliessen jetzt umgekehrt, dass wenn sie uns klein erscheinen, sie in grosser Entfernung sich befinden müssen.

Schätzung der Grösse. Die Grösse eines gesehenen Gegenstandes hängt vornehmlich von der Grösse des Netzhautbildes ab: es erscheinen daher verschieden grosse Objekte unter verschiedenem Gesichtswinkel. Da derselbe aber nicht allein von der Grösse des Gegenstandes, sondern auch von seiner Entfernung abhängt, so verbinden wir mit jeder Messung der Entfernung auch die der Grösse. Aus dem schon angegegebenen Grunde werden die Grössenmessungen für entfernte Objekte viel unsicherer ausfallen, als für solche, die nahe liegen.

Optische Täuschungen. Die Schätzung von Lage, Grösse und Entfernung eines Gegenstandes ist grösstentheils eine erworbene Eigenschaft und kann deshalb durch Uebung bedeutend erhöht werden, wie denn auch Jäger, Militärs u. s. w. eine grosse Fertigkeit darin besitzen. Andererseits unterliegen wir vielfachen Täuschungen. Eine sehr interessante optische Täuschung ist die, dass der Mond, wenn er tief am Horizent steht, uns viel grösser erscheint, als wenn er sich hoch am Himmel befindet. Dafür lassen sich zwei Ursachen anführen. Die eine ist die, dass uns der Himmel wie eine ellipsoide Glocke erscheint und wir deshalb seinen Stand am Horizonte für entfernter halten, als seinen höchsten Punkt im Zenith. Da nun trotz dieser grösseren Entfernung die scheinbare Grösse des Mondes dieselbe bleibt, so schätzen wir ihn am Horizonte für grösser, als im Zenith. Die zweite Ursache liegt darin, dass wir ihn am Horizonte mit irdischen Gegenständen, denen er sehr nahe zu liegen scheint, vergleichen können. In Folge dessen bemessen wir ihn nach der Grösse dieser Objekte, im Vergleich zu denen, da sie uns selbst sehr fern am Horizont stehen, er uns von bedeutender Grösse zu sein scheint, während er im Zenith sich nur gegen die Himmelsfläche vergleichen lässt, der gegenüber er uns sehr klein vorkommen muss.

Fig. 26.



ZÖLLNER's Liniensystem (optische Täuschung).

Ueber die Lage von Objekten täuschen wir uns oft in sehr merkwürdiger Weise. Während wir für gewöhnlich den Parallelismus zweier Linien ziemlich genau schätzen, unterliegen wir sofort einer Täuschung, wenn die parallelen Linien, wie ZÖLLNER aufmerksam macht, von kleineren, schrägen Linien durchkreuzt werden, die sich einander zuneigen, wie in Fig. 26. Trotzdem alle 3 Linien vollkommen parallel sind, so scheinen die Linien 1 und 2 nach links, 2 und 3 nach rechts zu konvergiren.

Einfachsehen.

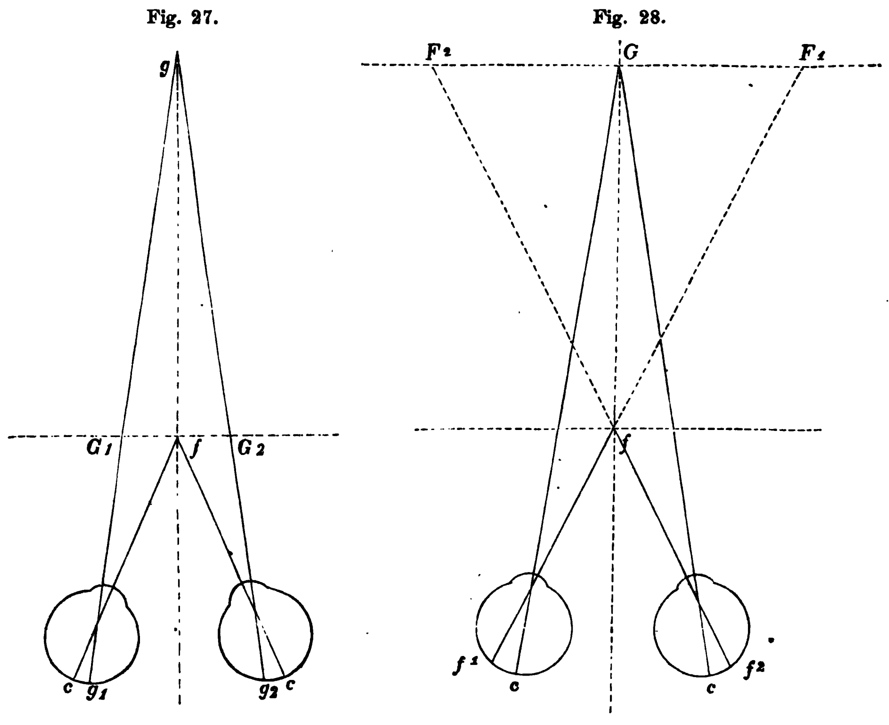
Obgleich, wie wir wissen, beim Sehen mit beiden Augen auf jeder Netzhaut ein Bild des gesehenen Objektes entworfen wird, sehen wir

grösstentheils doch nicht doppelt, sondern **einfach**. Die Ursache des Einfachsehens mit beiden Augen liegt darin, dass die auf bestimmten Netzhautpunkten entworfenen Bilder an denselben Ort des Gesichtsfeldes verlegt werden und wir gelernt haben, dieselben in unserem Bewusstsein zu einem Bilde zu verschmelzen. Solche Punkte der beiden Netzhäute, deren Bilder einfach gesehen werden, nennt man nach HELMHOLTZ „korrespondirende" oder „identische" Punkte, und der Inbegriff aller der Punkte im Raume, welche bei einer bestimmten Augenstellung einfach gesehen werden, heisst der „Horopter".

Der letztere lässt sich bei Kenntniss der Lage der korrespondirenden Netzhautpunkte durch Rechnung finden, da das zu einem Bildpunkt gehörige Objeckt in der Richtungslinie liegt.

Lage der identischen Netzhautpunkte und der Horopter.

Identische Netzhautpunkte sind: 1) die beiden Netzhautgruben, die Punkte des direkten Sehens; 2) die entsprechenden Punkte der beiden



Entstehung von Doppelbildern.

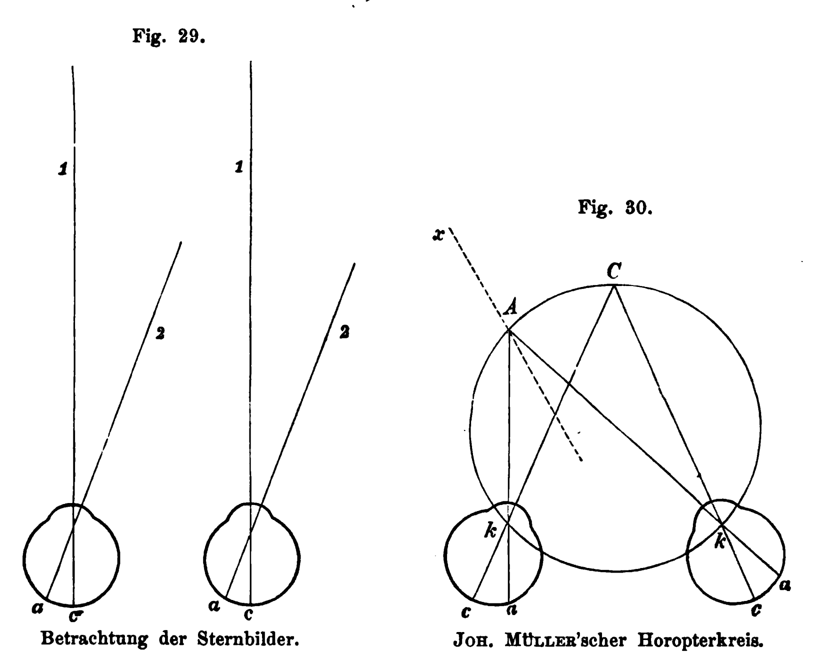
Meridiane sind korrespondirend; 3) die entsprechenden Quadranten, in welche die Netzhäute durch die Trennungslinien (Meridiane) getheilt

werden; 4) alle diejenigen Netzhautpunkte, welche sich decken, wenn die beiden Netzhäute mit den korrespondirenden Trennungslinien aufeinander gelegt werden.

Sobald die beiden Bilder des Gegenstandes nicht auf identische Netzhautpunkte zu liegen kommen, werden sie doppelt gesehen, wie in Fig. 27 (s. vorige Seite), wo in G^1 und G^2 Doppelbilder des Gegenstandes g wahrgenommen werden, wenn ein davor gelegenes Objekt f fixirt wird, weil g^1 und g^2 nicht auf identische Netzhautpunkte fallen. Wird umgekehrt, wie in Figur 28 G fixirt, so erscheinen zwei Doppelbilder F^2 und F^1 vor einem davor gelegenen Objekte f, weil jetzt f^1 und f^2 nicht auf identische Netzhautpunkte fallen.

Wir werden demnach stets bei gleichzeitiger Betrachtung zweier Gegenstände den einen doppelt sehen. Eine scheinbare Ausnahme hiervon machen die Gegenstände, welche sich in unendlicher Entfernung von unserem Auge befinden, wie die Sterne, deren Licht in parallelen Strahlen in unser Auge fällt. Betrachten wir wie in Fig. 29 den Stern 1, so erhalten wir Parallelstrahlen 1 c, die auf identische Netzhautpunkte fallen; von dem Nachbarstern 2 erhalten wir gleichzeitig die Parallelstrahlen 2 a, die von c nach derselben Richtung gleich weitentfernt liegen und auf identische Punkte a a fallen, sodass wir auch diesen einfach sehen.

Fig. 29. Fig. 30.



Betrachtung der Sternbilder.

JOH. MÜLLER'scher Horopterkreis.

Was die Lehre vom Horopter betrifft, so seien hier nur die beiden folgenden Fälle betrachtet: 1) Der Fixationspunkt liegt in endlicher Entfernung, so dass die Sehaxen konvergiren, und die Blickebene liegt horizontal: dann ist der Horopter ein Kreis (sog. MÜLLER'scher Kreis

nach JOH. MÜLLER), dessen Peripherie durch den Fixationspunkt und die Knotenpunkte beider Augen läuft: alle in dieser Kreislinie liegenden Punkte fallen auf identische Netzhautstellen und werden einfach gesehen. Wird nämlich nach dem Punkte *C* (Fig. 30), dessen Richtungslinien durch die Augenaxen dargestellt werden, demnach auf identische Netzhautpunkte fallen, noch ein zweiter in der Kreislinie gelegener Punkt *A* fixirt, so lässt sich beweisen, dass auch dessen Richtungslinien *Aa* und *Aa* identische Netzhautpunkte treffen, denn die beiden Winkel *cka* und *cka* sind gleich als Scheitelwinkel der auf demselben Kreisbogen stehenden Peripheriewinkel *AkC* und *AkC*, also muss *a* von *c* und *a* von *c* in beiden Augen nach derselben Seite gleich weit entfernt sein. Dasselbe lässt sich von jedem anderen Punkte der Kreislinie beweisen. Zu dieser Kreislinie kommt noch eine gerade Linie hinzu, welche in der Figur 30 durch den fixirten Punkt *C* senkrecht durch die Kreisfläche zu ziehen ist. 2) Der Fixationspunkt liegt in unendlicher Entfernung, sodass die Sehaxen in Primär- und Sekundärstellung einander parallel und geradaus gerichtet sind; dann wird der Horopter durch die Fläche des Fussbodens dargestellt (HELMHOLTZ).

Vernachlässigung der Doppelbilder.

Da der Horopter nur beschränkte Ausdehnung hat, und gleichzeitig mehrere Objekte auf nicht identischen Netzhautpunkten abgebildet werden, so müssen wir neben den einfachen Bildern im Raume auch sehr viele Doppelbilder zu sehen bekommen. Wenn das thatsächlich nicht der Fall ist, so müssen Gründe vorhanden sein, die es bedingen, dass wir die Doppelbilder vernachlässigen. Diese Gründe liegen darin; dass 1) im Gesichtsfelde immer Objekte vorhanden sind, welche auf identische Netzhautpunkte fallen und deshalb einfach gesehen werden; dass 2) die Bilder dieser einfach gesehenen Objekte uns einen stärkeren Eindruck hervorrufen, als die anderen, sodass 3) unsere psychische Thätigkeit, die ja das Endglied für die Gesichtswahrnehmung bildet, sich besonders diesen Bildern zuwendet und ganz besonders auf diese ihre Aufmerksamkeit richtet, während die daneben liegenden, doppelt zu sehenden Bilder venachlässigt werden. Diese durch Gewohnheit geübte Vernachlässigung der Doppelbilder bildet sich schliesslich so weit aus, dass wenn später aus irgend welchen Gründen Doppelbilder gesehen werden sollen, wir erst gewisse Kunstgriffe dazu anwenden und dieses neuerdings einüben müssen.

Gegenseitige Unterstützung beider Augen.

Den Defekt im Gesichtsfelde, welcher durch den blinden Fleck in demselben vorhanden ist, haben wir beim monokularen Sehen mit Hülfe unserer Einbildungskraft zu ergänzen gelernt. Wenn mit beiden Augen gesehen wird, so werden die durch die blinden Flecke hervorgerufenen Lücken im Gesichtsfelde durch ihnen entsprechende empfindliche Netzhauttheile im anderen Auge ersetzt, weil die blinden Flecke nicht identische Netzhautpunkte sind.

Das Gleiche kann bei pathologischen Fällen eintreten, wenn kleine Defekte in der Retina vorhanden sind, welche sich in beiden Netzhäuten nicht decken.

Der Wettstreit der Sehfelder.

Liegen im gemeinschaftlichen Gesichtsfelde beider Augen Gegenstände von ganz verschiedenartigen Formen, welche keine Kombination zu dem Bilde eines Körpers zulassen, so werden beide Bilder im Gesichtsfelde gleichzeitig gesehen oder es herrscht bald das eine, bald das andere Bild vor, oder sie verdrängen sich nacheinander. Dieser Wechsel, in welchem die Bilder sich gegenseitig neben oder nach einander verdrängen, nennt man den Wettstreit der Sehfelder.

Wir wollen davon nur zwei der einfachsten Fälle anführen: 1) Das eine Sehfeld ist in ganzer Ausdehnung gleichmässig erleuchtet, wenn man z. B. ein Auge schliesst und mit dem anderen das bedruckte Blatt ansieht, so sieht man Buchstaben und Papier vollkommen deutlich mit gleicher Helligkeit wie vorher, ohne das Dunkel des anderen Gesichtsfeldes zu empfinden. 2) Beide Augen sehen durch verschiedenfarbige Gläser von lebhaften Farben, sodass beiden Augen verschiedenfarbige Sehfelder dargeboten werden, z. B. ein rothes dem rechten und ein blaues dem linken Auge; man sieht die betrachteten Objekte bald fleckig roth und blau bei fortwährendem Wechsel der Farben, bis sich die Empfindlichkeit für die Farben abstumpft und das Aussehen unbestimmt grau wird.

Die Erscheinung des Wettstreites der Sehfelder ist von Bedeutung, weil sie lehrt, dass die beiden Gesichtsfelder unabhängig von einander wahrgenommen werden können, und dass ihre Verschmelzung zu einem gemeinsamen Gesichtsfelde ein psychischer Akt ist.

Der stereoskopische Glanz. Wenn man von zwei stereoskopischen Bildern das eine schwarz, das andere weiss färbt, so erscheint uns das Objekt bei stereoskopischem Sehen, glänzend, weil keine Vereinigung der beiden Farben zu grau, sondern ein Wettstreit der Sehfelder eintritt, sodass stellenweise bald hell, bald dunkel hervortritt; diese abwechselnde Wahrnehmung von hell und dunkel in beiden Augen führt nun zur Empfindung des Glanzes. Derselbe entsteht im Allgemeinen auf solchen Oberflächen, welche spiegeln, aber nicht ganz glatt und gleichartig sind. Sind die stereoskopischen Bilder z. B. roth und blau, so wird aus demselben Grunde das Bild glänzend erscheinen.

Elektrische Vorgänge im Auge.

Wenn man den Augapfel oder die isolirte Retina irgend eines Wirbelthieres in den Galvanometerkreis aufnimmt, so beobachtet man einen gesetzmässigen elektrischen Strom. Dieser Strom erfährt, wenn das Präparat vorher im Dunkeln gehalten worden ist, bei plötzlicher Belichtung eine Veränderung, eine Schwankung, welche je nach dem Präparat (ob Bulbus oder Retina) und nach der Thierklasse verschieden, entweder positiv, negativ oder beides zugleich sein kann. Ebenso erfolgt beim Auslöschen des Lichtes eine Schwankung, die in der Mehrzahl der Fälle positiv ist (Holmgren, Kühne und Steiner). Jene Schwankungen sind verschieden, je nachdem das Auge noch seinen Sehpurpur besitzt, oder davon frei ist.

Leitet man den Querschnitt eines Opticus ab, der mit seinem Bulbus in unversehrter Verbindung steht und lässt auf das im Dunkel gehaltene Auge Licht einfallen, so tritt sowohl beim Eintritt wie beim Verschwinden des Lichtes je eine negative Schwankung des Stromes ein (Kühne und Steiner), die sich also durchaus von den Schwankungen des Auges und der Retina selbst unterscheidet.

Die Schutzorgane des Auges.

Der Theil des Augapfels, welcher nicht durch die knöchernen Wände der Orbita geschützt ist, liegt frei zu Tage und kann durch den Schluss der Augenlider bedeckt und vor äusseren, schädlichen Einflüssen bewahrt werden. Der Schluss der Augenlider erfolgt auf Kontraktion des M. orbicularis oculi, der vom N. facialis innervirt wird; die Oeffnung der Augenlider geschieht dadurch, dass das obere Augenlid durch den M. levator palpebrae superioris wie ein Vorhang in die Höhe gezogen wird, während das untere Augenlid durch seine eigne Schwere heruntersinkt. Die Innervation des M. levator geht vom oberen Aste des N. oculomotorius aus.

Der Schluss der Augenlider erfolgt: 1) willkürlich, 2) unwillkürlich wie im Schlaf, 3) reflektorisch bei Berührung des Augapfels, der Wimperhaare oder bei Lichtreiz.

Die Thränenflüssigkeit erhält die freie Oberfläche des Auges feucht und rein; sie gelangt, wenn sie nicht zu reichlich wie beim Weinen ist, besonders durch den Lidschluss zum inneren Augenwinkel, wo sie vom „Thränensee“ aufgenommen wird. Derselbe steht durch die beiden feinen Thränenkanälchen mit dem Thränensack in Verbindung, der sich beim Schluss der Augenlider erweitert, weil seine vordere Wand mit dem Lig. palpebrale internum, welches beim Lidschlusse angespannt wird, verwachsen ist. Auf die Erweiterung des Thränensackes erfolgt durch die Thränenröhrchen eine Ansaugung der Thränen aus dem Thränensee, welche weiter durch den Thränennasenkanal in die Nasenhöhle geschafft werden. Die Augenbrauen sollen das Auge vor dem von der Stirn herabfliessenden Schweisse schützen.

§. 3. **Der Gehörsinn.**[1]

Der Nerv, welcher dem Gehörsinn dient, ist der N. acusticus, welcher einerseits im Gehirn in dem Gehörcentrum endet, andererseits an seinem peripheren Ende einen Endapparat, das Gehörorgan, besitzt, welches bestimmt ist, den adäquaten Reiz, den Schall, aufzunehmen und dem Gehörcentrum zu übermitteln, um dort die Gehörempfindung hervorzurufen. Das „innere Ohr“, das in der Tiefe des Felsenbeines liegt, erhält seine Erregungen von aussen durch das äussere und Mittelohr zugeleitet. Wir haben demnach hier ebenfalls zu behandeln:

1) die Leitung bis zu den im inneren Ohre gelegenen Endausbreitungen des Gehörnerven;

---

[1] S. oben Helmholtz, Tonempfindungen u. s. w. V. Hensen, Akustik in Hermann's Handbuch der Physiologie. Bd. III. 1879.

2) die Gehörempfindungen, welche durch die Erregung des Gehörnerven erzeugt werden;

3) die Gehörwahrnehmungen.

1. Die Schallleitung.

Der Schall, welcher durch die Schwingungen elastischer Körper entsteht, wird zu dem Gehörorgan hin durch die Luft fortgepflanzt, dadurch dass diese selbst in Schwingungen versetzt wird, welche in abwechselnden Verdichtungen und Verdünnungen der Luft selbst bestehen. Befindet sich der schwingende Körper im luftleeren Raume, so werden von demselben niemals Schallwellen zu unserem Gehörorgane gelangen können.

Leitung durch das äussere Ohr.

Die durch die Luft fortgepflanzten Schallwellen gelangen, wenn wir uns im Bereiche derselben befinden, an unser äusseres Ohr, das aus der Ohrmuschel und dem äusseren Gehörgang besteht. Der Ohrmuschel mit ihrer Konkavität hat man nach BOERHAVE die Aufgabe zugeschrieben, wie der Eingang eines Trichters die auf sie gelangenden Schallwellen in den äusseren Gehörgang zu reflektiren, gleichsam zu sammeln, womit eine Verstärkung des Schalles gegeben wäre. Diese Funktion kommt der Ohrmuschel sicher auch bei vielen Thieren, z. B. den Pferden, zu, bei denen sie mit dem äusseren Gehörgang zusammen gewissermassen ein trichterförmiges Hörrohr bildet, das durch die ausgiebige Beweglichkeit seines Trichters nach den verschiedenen Seiten hin bewegt werden kann. Beim Menschen kann die Ohrmuschel diese Aufgabe nicht erfüllen, denn 1) ist ihre Beweglichkeit eine sehr geringe, 2) kann man die ganze Ohrmuschel, nachdem man ein kurzes Röhrchen in den äusseren Gehörgang eingesenkt hat, mit einer teigigen Masse ausfüllen, 3) kann die Ohrmuschel ganz fehlen, ohne dass die Schärfe des Hörens merklich abnimmt.

Doch scheint die Ohrmuschel nicht ganz ohne Einfluss zu sein, denn wir können die Wirkung eines Schalles verstärken, wenn wir durch Anlegen der Hohlhand die Ohrmuschel vergrössern, in welcher Weise namentlich Schwerhörige ihrem Gehör nachzuhelfen suchen.

Der Gehörgang, welcher aus dem knorpligen und knöchernen Theile besteht, ist ein gewundener Kanal, dessen Dimensionen nicht überall gleich weit sind; am engsten ist er an seinem Eingang, um sich zum Trommelfell hin zu erweitern. In dem Gehörgang werden die Schallwellen nach mehrmaliger Reflexion an dessen Wänden nach innen fortgepflanzt, ohne dass seine Krümmungen die Zuleitung wesentlich beeinflussen.

Nach Helmholtz wird im äusseren Gehörgang der Schall durch Resonanz verstärkt, indem die in demselben vorhandene Luftsäule, wie jeder eingeschlossene Luftraum, wenn er angeblasen wird, in Mitschwingungen versetzt wird. Dieser Eigenton ist wegen der Kürze des Kanals (3 Cm. lang) sehr hoch, sodass Töne von derselben Höhe in Folge starker Resonanz uns unangenehm vorkommen, wie z. B. die sehr hohen Violintöne. Der Eigenton des Gehörganges kann beliebig vertieft werden, wenn man kleine Röhrchen von Papier in den Gehörgang steckt.

Der äussere Gehörgang, dessen Epithel eine Fortsetzung der äusseren Haut ist, besitzt reichlich entwickelte Talgdrüsen, die sogenannten Ohrenschmalzdrüsen, die das Ohrenschmalz absondern, welches die Wände und vielleicht auch das Trommelfell geschmeidig erhält und vor Trockenheit schützt.

Leitung durch das Trommelfell.

Der äussere Gehörgang ist nach innen durch das Trommelfell geschlossen, dessen Stellung nicht genau vertikal, sondern etwas schräg von aussen und oben nach innen und unten ist, sodass die Trommelfelle der beiden Seiten in ihrer Verlängerung nach innen und unten konvergiren. Die Fläche des Trommelfelles ist nicht eben, sondern vom äusseren Gehörgang aus gesehen konkav; die tiefste Stelle dieser Konkavität heisst der Nabel. Derselbe ist dadurch entstanden, dass an der innern Wand des Trommelfelles der Stiel des Hammers in seiner ganzen Länge festgewachsen ist und mit seinem Ende das Trommelfell trichterförmig nach innen gezogen hat. (Der Hammer ist eines der drei Gehörknöchelchen, worüber das Nähere weiter unten.)

Die Schallwellen treffen am Ende des äusseren Gehörganges auf das Trommelfell, das wie jede andere Membran beim Anschlagen oder wenn in der Nähe ihr Eigenton erklingt, im ersteren Fall in Schwingungen, im letzteren in Mitschwingungen geräth und einen Ton giebt, welcher der Umgebung, in diesem Falle der Kette der Gehörknöchelchen, mitgetheilt wird. Die Höhe dieses Tones ist aber für jede Membran ein ganz bestimmter, ihr Eigenton, der nur von der Stärke der Spannung abhängig ist; nimmt die Spannung der Membran zu, so gewinnt er an Höhe und umgekehrt. Demnach hätte auch das Trommelfell seinen Eigenton, der allein, welche Schwingungszahl auch immer die erregenden Schallwellen besässen, stark gehört werden würde, während die übrigen Töne nur sehr schwach oder gar nicht wahrgenommen würden. Doch ist bekanntlich unser Ohr im Stande, Töne von beliebiger Höhe innerhalb einer Schwingungszahl von 60—4000 in der Sekunde (s. unten) aufzufassen. Daher müssen Einrichtungen vorhanden sein, welche das Trommelfell befähigen, durch eine so grosse Scala von Tönen in Schwingungen versetzt zu werden, um sie weiter den Gehör-

knöchelchen mitzutheilen. Diese Einrichtungen sind: 1) die trichterförmige Gestalt des Trommelfelles und 2) die Belastung des Trommelfelles durch die Kette der Gehörknöchelchen. Eine solche trichterförmig gestaltete Membran hat nach HELMHOLTZ an verschiedenen Punkten eine sehr verschiedene Spannung, die am grössten in der Mitte ist und nach der Peripherie hin stetig abnimmt. Die Folge davon ist, dass dieselbe, da sie keine gleichmässige Spannung hat, keinen gemeinsamen Eigenton besitzt, vielmehr fähig ist, Schwingungen von verschiedener Zahl fortzupflanzen. Die gleiche Fähigkeit besitzt nun das Trommelfell in Folge seiner trichterförmigen Gestalt.

Die Belastung durch die Masse der Gehörknöchelchen hat zur Folge: a) dem Trommelfell wird jeder Rest von Eigenschwingung genommen, sodass es sich allen Schwingungen gleich gut akkommodirt, b) jede Nachschwingung des Trommelfelles wird aufgehoben, so dass die verschiedenen Schwingungen nicht aufeinander treffen und sich gegenseitig stören, vielmehr genau getrennt nach einander folgen; die Gehörknöchelchen wirken also wie Dämpfer, die, wenn sie den schwingenden Körper treffen, dessen Schwingungen sofort unterbrechen. — Die trichterförmige Vertiefung des Trommelfelles hat noch die weitere Bedeutung, dass die Kraft der Schwingungen von allen Seiten sich im Nabel sammelt, die dazu verwendet wird, die Gehörknöchelchen in Schwingungen zu versetzen. Dadurch aber nehmen die letzteren an Höhe ab, was hier von Bedeutung ist, insofern als die Membran des ovalen Fensters, zu welcher sich die Schwingungen fortpflanzen, keine so grossen Schwingungen, wie das zwanzig Male grössere Trommelfell, machen kann.

Das Trommelfell kann durch einen Muskel, den M. tensor tympani, dessen Sehne sich am Stiele des Hammers nahe seinem Halse ansetzt und dessen Zug senkrecht gegen das Trommelfell gerichtet ist, in verschiedene Spannung versetzt werden. Man hat früher geglaubt, dass dieser Muskel das Trommelfell in sehr verschiedene Spannungen versetzen könne, um es für alle Schwingungen zu akkommodiren; das erscheint aber unmöglich, weil der Muskel den raschen Veränderungen der Schwingungen gar nicht folgen kann. Dagegen ist es möglich, dass er beim aufmerksamen Hören auf einen lang dauernden Ton in Thätigkeit geräth und dann die Spannung vermehrt, um namentlich hohe Töne zu vermitteln. Auch als Dämpfer sollte der Muskel thätig sein; das mag der Fall sein, wenn das Trommelfell plötzlich in heftige Schwingungen versetzt wird, z. B. durch einen Kanonenschlag. Diese selbst kann er, da er sich nicht schnell genug kontrahiren kann, freilich nicht dämpfen, aber um so mehr die nicht unbedeutenden Nachschwingungen des Trommelfelles.

Leitung durch die Paukenhöhle.

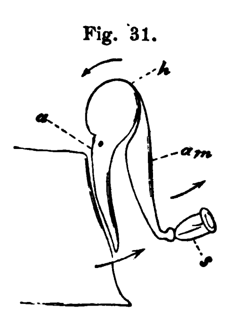
Die Leitung der Schallschwingungen durch die Paukenhöhle geschieht durch das System der Gehörknöchelchen, welche einerseits mit dem Trom-

melfell, andererseits mit der Membran des ovalen Fensters, der Membrana secundaria, in Verbindung stehen.

Die Gehörknöchelchen sind der Hammer, der Amboss und der Steigbügel. Der Hammer besitzt den Stiel, der mit dem Trommelfell verwachsen ist, den Kopf der über den oberen Rand des Trommelfelles reicht und in die Paukenhöhle hineinragt; an demselben befindet sich eine Gelenkfläche *h* (Fig. 31) zur Verbindung mit dem Körper des Amboss. Ausserdem besitzt der Hammer noch den langen und kurzen Fortsatz, welche zusammen mit dem Hammerhalse durch Bandmassen, das Axenband, mit Knochenpunkten verbunden sind; das Axenband geht von vorn nach hinten durch den Hals des Hammers und ist in Fig. 31 in *a* zu denken. Der Amboss hat die Gestalt eines zweiwurzeligen Backzahnes, dessen Kaufläche mit der Gelenkfläche des Hammerkopfes ein Gelenk und zwar ein Sperrgelenk bildet, welches in seiner Wirkung mit Sperrzähnen verglichen werden kann (Helmholtz). Vom Körper des Hammers gehen wurzelartig zwei Fortsätze ab, von denen der kürzere gegen die hintere Paukenhöhlenwand gerichtet ist, an die er durch Bänder befestigt erscheint; der längere ragt frei in das Innere der Paukenhöhle und endet mit einem kleinen Gelenk zur Verbindung mit dem Steigbügel. Der Steigbügel stösst mit seiner ovalen Fussplatte nach innen gegen das ovale Fenster.

Die Gehörknöchelchen, welche durch die Schwingungen des Trommelfelles in Bewegung versetzt werden, schwingen als ein leicht bewegliches Hebelwerk in folgender Weise: Alle Punkte des Hammers, welche sich unterhalb des Axenbandes befinden, schwingen bei der Einwärtsbewegung des Trommelfelles nach innen, wie die Pfeile in Fig. 31 zeigen; währenddess schwingt der Hammerkopf nach aussen und zwingt dabei den Amboss durch seine Sperrzähne die Schwingungen mitzumachen und zwar so, dass der Körper des Amboss mit dem Hammerkopf nach hinten, der lange Fortsatz aber, wie der Hammerstiel nach oben und innen gedreht wird. Dadurch wird auch die ovale Platte des Steigbüges in Bewegungen versetzt, stösst gegen das ovale Fenster und überträgt die Schwingungen auf das Labyrinthwasser.

Fig. 31.



System der Gehörknöchelchen.

Beim Rückschwung geschehen alle Bewegungen in umgekehrter Richtung, nur ist zu bemerken, dass die Sperrzähne des Hammer-Ambossgelenkes nicht in einander greifen. Dadurch wird verhütet, dass der Steigbügel aus dem ovalen Fenster springt, wenn ein hoher Luftdruck in der Paukenhöhle den Hammerstiel nach aussen treibt und den Kopf nach innen bewegt.

Das System der Gehörknöchelchen macht also eine gemeinsame Bewegung um eine Axe, das Axenband, und schwingt demnach wie ein zweiarmiger Hebel; den einen Arm bildet der Hammerstiel, den anderen der Hammerkopf mit dem Amboss und dem Steigbügel.

Senkrecht gegen die Axe des Steigbügels greift an dessen Köpfchen ein Muskel, der M. stapedius, an, der die Schallschwingungen zu dämpfen vermag. indem ein senkrechter Zug gegen den Steigbügel Exkursionen desselben verkleinert. Bei den Vögeln sind die Gehörknöchelchen durch einen festen Stab, die Columella. vertreten.

Leitung durch das Labyrinth.

Die Schallschwingungen werden dem Labyrinth durch die Bewegungen der Gehörknöchelchen zugeführt, indem die Steigbügelplatte ihre Bewegungen der Membran des ovalen Fensters mittheilt, welche Transversalschwingungen ausführt und dadurch das Labyrinthwasser, die Endolymphe, in Bewegung versetzt. Da die Endolymphe, wie jede Flüssigkeit, inkompressibel ist, so muss sie nach einer anderen Seite hin ausweichen können, wie es in der That der Fall ist, indem die Membran des runden Fensters jedesmal, wenn der Steigbügel nach innen schwingt, nach aussen (in die Paukenhöhle) sich verwölbt, so dass das runde Fenster dem ovalen gegenüber sich wie eine Gegenöffnung verhält. Durch die Grösse des Steigbügels entstehen in der Endolymphe Wellen, welche die Endausbreitungen des Gehörnerven mechanisch erregen.

Um die Art dieser Erregung zu verstehen, müssen wir näher auf die Endigungen des Gehörnerven eingehen.

Das knöcherne Labyrinth, tief im Felsenbein gelegen, besteht aus der Schnecke, den drei halbzirkelförmigen Kanälen und dem zwischen ihnen liegenden Vorhof, in den man vom Mittelohr aus durch das ovale und runde Fenster gelangt. Die Schnecke hat die Gestalt eines gewöhnlichen Schneckenhauses und besteht aus zwei und einer halben Windung, welche einen Hohlgang bilden. Dieser Kanal wird in seiner ganzen Länge durch eine Scheidewand, die **Spiralwand**, deren innerer Theil knöchern (Lamina spiralis ossea), deren äusserer Theil membranös ist (Lamina spiralis membranacea), in zwei Abtheilungen getheilt; die obere heisst die Vorhofstreppe (Scala vestibuli) und mündet direkt in den Vorhof, die untere heisst die Paukentreppe (Scala tympani) und führt zum runden Fenster, das nach der Paukenhöhle sieht.

Die drei halbzirkelförmigen Kanäle oder Bogengänge stehen so gegeneinander, dass ihre Ebenen rechte Winkel mit einander bilden. Man unterscheidet danach einen horizontalen und zwei vertikale Bogengänge, welche mit flaschenförmigen Erweiterungen, den **Ampullen**, entspringen.

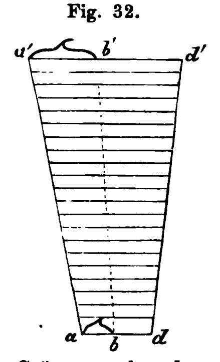
Das ganze knöcherne Labyrinth ist mit einer Membran ausgekleidet, welche das häutige Labyrinth darstellt und im Vorhof zwei Säckchen bildet, den Sacculus hemisphaericus, der mit der Schnecke, und den Sacculus hemiellipticus, der mit den Bogengängen in Verbindung steht. Der Inhalt des häutigen Labyrinthes ist das Labyrinthwasser oder die Endolymphe.

In dem häutigen Labyrinth breitet sich nun der Gehörnerv in folgender Weise aus: er theilt sich in den N. vestibuli und den N. cochleae; der letztere gelangt in das runde Säckchen und die Ampullen der Bogengänge, niemals in die Bogengänge selbst. In den Vorhofssäckchen zeigt sich ein kleiner Vorsprung, die macula acustica, die mit Zellen besetzt ist, zu denen nach M. Schultze feinste Nervenendigungen treten. An der Nervenausbreitung sieht man einen weissen

Fleck, der aus Plättchen besteht, die sechsseitig prismatische Kalkkrystalle darstellen. Wegen ihrer bedeutenden Grösse werden dieselben bei den Fischen Gehörsteinchen oder Otolithen genannt. Es ist wahrscheinlich, dass die Otolithen, wenn sie in Bewegung gerathen, die Zellen erschüttern und so die Nervenenden mechanisch reizen. In den Ampullen sind die Hervorragungen viel stärker zur Crista acustica entwickelt (Steifensand, M. Schultze), die ebenfalls Epithelzellen trägt, welche mit feinen Härchen besetzt sind und in welchen feinste Nervenfasern enden. Diese Härchen werden wahrscheinlich durch die Wellen der Endolymphe in Schwingungen versetzt.

Am komplizirtesten ist die Nervenendigung in der Schnecke, als deren wesentlichsten Theil wir den Schneckenkanal, Canalis cochleae, zu betrachten haben, der auch, weil er zwischen die Vorhofs- und Paukentreppe eingeschaltet ist, die Scala media genannt wird. Dieselbe wird dadurch gebildet, dass die schon oben erwähnte Lamina spiralis membranacea aus zwei Blättern besteht, von denen das eine, nach seinem Entdecker die Reissner'sche Membran genannt, gegen die horizontale Lamina ossea sich im Winkel erhebt und zur Aussenwand der Schnecke zieht. Das andere Blatt, welches sich horizontal der Lamina ossea anschliesst und ebenfalls die äussere Schneckenwand erreicht, heisst die Membrana basilaris und trägt das Corti'sche Organ, in welchem der Schneckennerv sich ausbreitet. Das Corti'sche Organ besteht aus den Corti'schen Bögen und mehreren Zellenaggregaten. Jeder Corti'sche Bogen erscheint gestreckt S-förmig gekrümmt und besteht aus dem inneren und äusseren Pfeiler; der innere steigt unmittelbar am Anfange der Basilarmembran mit einem breiteren Fuss in die Höhe, der äussere endet ebenfalls auf der Membran, die fein gestreift aus feinen Fasern zusammengesetzt zu sein scheint (Waldeyer). Oben sind die Pfeiler gelenkartig ineinander gefügt und man sieht ein kurzes horizontales Stäbchen als Fortsetzung des inneren Pfeilers den äusseren überragen. Nach innen von dem inneren Pfeiler schliesst sich eine einfache Reihe von Haarzellen an, welche cylinderförmig und mit borstenähnlichen Haaren besetzt sind; noch weiter nach innen von diesen liegen abermals einige Reihen von cylindrischen Epithelzellen. Nach aussen von dem äusseren Pfeiler des Corti'schen Bogens folgen die äusseren Haarzellen, die bei den meisten Säugethieren in drei Reihen angeordnet sind, nur der Mensch hat deren vier bis fünf Reihen (Corti'sche Zellen). Nach aussen von diesen bis zur Wand der Schnecke hin liegen wieder Epithelzellen.

Fig. 32.



Grössenzunahme der Corti'schen Bögen und der Basalmembran.

Die Oberfläche des Corti'schen Organes ist nach Kölliker von der Lamina reticularis bedeckt, die eine besondere Struktur besitzt. Dieselbe erscheint netzförmig und lässt eine regelmässig angeordnete, dreifache Löcherreihe, sowie regelmässig gelagerte Zwischenglieder und schliesslich quadratische Endstücke unterscheiden. Diese ganze Bildung scheint vorzüglich zum Rahmen und zu Stützen für die Haarzellen zu dienen, die zwischen Lamina reticularis und basilaris ausgespannt sind.

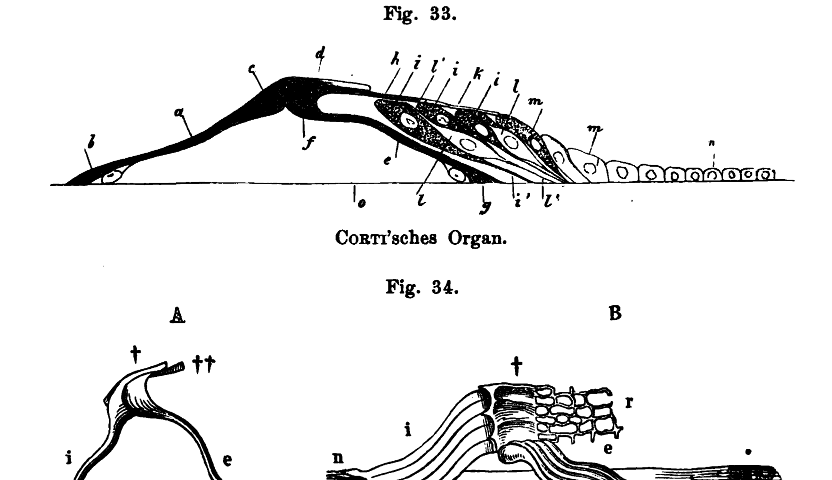
Von oben gesehen macht das Organ mit der Lamina reticularis den Eindruck einer sehr genau gearbeiteten Klaviatur, wie Fig. 34 *B* zeigt (s. folg. Seite).

Nach Kölliker enthält die Schnecke beim Menschen bis 3000 Corti'sche Bögen, deren Grösse von der Basis der Schnecke bis zu ihrer Spitze wechselt, so zwar, dass sie, wie in Fig. 32, an der Basis höher und schmäler (s. in der Fig. *a b*).

an der Spitze niedriger und breiter (in Fig. *a' b'*) erscheinen, Formen, welche allmälig in einander übergehen. Auch die Ausdehnung der Basalmembran ändert sich gegen die Spitze hin; sie wird von unten nach oben allmälig breiter. Würde man sie auf eine gerade Ebene abrollen, so hätte sie die Gestalt der Fig. 32. Die Endigungen des Schneckennerven sind mit grosser Wahrscheinlichkeit in den Haarzellen zu suchen, wenigstens konnte Hasse in der Schnecke der Vögel, in der nur Haarzellen, keine Corti'schen Bögen vorhanden sind, den Uebergang von marklos gewordenen Nervenfasern in die Haarzellen beobachten.

In Figur 33 ist das Corti'sche Organ abgebildet (Kölliker) in seiner Stellung auf der Basalmembran *o*; *a c d e f* bildet den Corti'schen Bogen; die rechte Seite der Figur liegt nach aussen, wo zwischen der Basalmembran und der Deckenmembran *h* die Zellen ausgespannt sind. In Figur 34 *A* ist ein einzelner Corti'scher Bogen abgebildet mit dem Aussengliede *i* und dem Innengliede *e*; in Figur 34 *B* sieht man die Struktur der Deckenmembran und die Zusammensetzung der Basalmembran aus nebeneinander liegenden Saiten.

Fig. 33.



Corti'sches Organ.

Fig. 34.

A. Einzelner Corti'scher Bogen. B. Struktur der Decken- und Basalmembran.

Der Gang der Wellen des Labyrinthwassers ist nun der, dass sie sich im Vorhof ausbreiten, in der Vorhofstreppe der Schnecke aufsteigen und hier die Corti'schen Organe in Schwingungen versetzen. Diese Schwingung theilt sich durch die membranöse Scheidewand auch dem Wasser der Paukentreppe mit, welches nun gegen seinen Ausgang zum runden Fenster hin gedrängt wird (Helmholtz).

Die Erregungen, die den Acusticusenden mitgetheilt werden, pflanzen sich zum Gehörcentrum fort und rufen die Gehörempfindung hervor.

Bevor wir auf diese eingehen, soll noch eine zweite Leitung zu den Acusticusenden, nämlich durch die Kopfknochen, und die Funktion der Eustachi'schen Trompete behandelt werden.

Leitung durch die Kopfknochen.

Wiewohl die Zuleitung der Schallwellen zu unserem Labyrinthe in der dargestellten Weise die gewöhnliche ist, so findet noch eine zweite Leitung zum Labyrinth statt, nämlich durch die Kopfknochen, die gegenüber jener Leitung freilich nur gering ist, von deren Anwesenheit man sich aber leicht überzeugen kann. Schlägt man nämlich eine Stimmgabel so schwach an, dass sie durch die Luft nicht hörbar ist, so kann man sie hörbar machen, wenn man sie auf den Kopf setzt, indem ihre Schwingungen durch die Kopfknochen an das Labyrinth übertragen werden.

Um dieselbe Erscheinung handelt es sich, wenn man eine Uhr so in die Mundhöhle steckt, dass sie deren Wände, namentlich die Zähne nicht berührt; man hört ihren Schlag dann entweder gar nicht oder nur sehr schwach. Er wird aber sofort laut vernehmbar, wenn die Uhr mit den Zähnen in Berührung kommt.

Die Leitung durch die Kopfknochen leistet den Ohrenärzten Dienste bei der Diagnose, um zu entscheiden, ob eine vorhandene Gehörsstörung durch Anomalien im Schallleitungsapparat oder im Labyrinth in den Acusticusenden bedingt ist; im letzteren Falle hört der Patient die auf den Kopf gesetzte in Schwingungen versetzte Stimmgabel oder den Schlag der mit den Zähnen festgehaltenen Uhr nicht mehr.

Function der Eustachi'schen Trompete.

Die Paukenhöhle ist kein vollkommen abgeschlossener Raum, sondern es führt ein Kanal in der Richtung nach innen, unten und vorn aus der Paukenhöhle nach dem Rachen, wo er sich frei öffnet und als Ohr- oder Eustachi'sche Trompete einen Verkehr zwischen der Paukenhöhle und der Luft vermittelt. Für gewöhnlich liegen die Wände des Kanals so aneinander, dass die Ohrtrompete als geschlossen betrachtet werden kann, dagegen öffnet sie sich bei jeder Schlingbewegung, wie die folgenden Versuche von Valsalva lehren. Schliesst man nämlich Nase und Mund nach einer kräftigen Exspiration und macht eine Schlingbewegung, so hört man im Ohr ein eigenthümliches Knacken (positiver Valsalva'scher Versuch), das dadurch hervorgerufen ist, dass Luft aus der Mundhöhle durch die geöffnete Trompete in die Paukenhöhle eingedrungen ist, ihren Druck erhöht und das Trommelfell nach aussen gedrängt hat. Man kann die Luft in der Paukenhöhle auch verdünnen, wenn man nach einer Inspiration Nase und Mund zuhält und darauf eine Schlingbewegung macht; man hört ebenfalls ein Knacken,

das dadurch entsteht, dass das Trommelfell nach innen gedrängt ist, weil Luft aus der Paukenhöhle nach der Mundhöhle angesaugt worden und dadurch der Luftdruck in der ersteren unter den atmosphärischen gesunken ist (negativer VALSALVA'scher Versuch). Die Ohrtrompete hat offenbar die Funktion, den Luftaustausch zwischen der Paukenhöhle und der atmosphärischen Luft zu unterhalten, um den Druck in der Paukenhöhle gegen den atmosphärischen auszugleichen.

Dass die Ohrtrompete nicht fortwährend offen steht, hat wohl seinen Grund darin: dass 1) durch sie eine Schallleitung stattfinden könnte, sodass wir unsere eigene Sprache mit lästigem Dröhnen hören würden; dass 2) durch die Ein- und Ausathmung eine Bewegung der Paukenluft und eine Aenderung der Trommelfellspannung eintreten könnte, welche den erwähnten Nachtheil mit sich führte.

Die Ohrtrompete ist endlich auch der Weg, auf welchem die Absonderungen der Schleimhaut der Paukenhöhle fortgeschafft werden.

Ist die Trompete z. B. durch einen Katarrh, der sich vom Rachen in sie fortgepflanzt hat, geschlossen, so treten Gehörstörungen ein, die bedingt sind einmal durch die Folgen, welche die Abnahme des Luftdruckes in der Paukenhöhle, deren Blutgefässe die Luft nach und nach resorbiren, mit sich führt und andrerseits durch die Anhäufung von Schleim. Durch Einführen von elastischen Kathedern wird die Trompete wieder wegsam.

2. Die Gehörempfindungen.

Die Erregungen der Enden des Gehörnerven rufen, wenn sie zum Gehörcentrum fortgeleitet werden, die Gehörempfindung hervor, die wir nach ihrer Quantität und Qualität unterscheiden können.

Die Quantität der Gehörempfindung oder ihre Intensität beruht auf der Grösse der Elongation (Oscillationsamplitude) der Schallwellen; nimmt dieselbe zu, so wächst auch die Intensität der Empfindung und umgekehrt, denn je grösser die Luftschwingungen sind, um so stärker werden auch die den Nervenenden mitgetheilten Bewegungen sein müssen.

Qualitäten der Gehörempfindung.

Die Qualitäten von Gehörempfindungen, die unser Ohr auffasst, sind (neben den einfachen Tönen) die Klänge und die Geräusche. Physikalisch unterscheiden sich die beiden Qualitäten dadurch, dass Klänge entstehen durch regelmässige (sog. periodische) Schwingungen elastischer Körper, Geräusche durch unregelmässige Schwingungen.

Man unterscheidet die Klänge:

1) nach ihrer Stärke,
2) nach ihrer Höhe,
3) nach ihrer Klangfarbe.

Ueber Intensität und Höhe des Klanges ist schon oben gesprochen

worden. Die Klangfarbe bezeichnet diejenige Eigenthümlichkeit, wodurch sich der Klang einer Violine von dem einer Flöte, kurz der Klang der verschiedenen Instrumente von einander unterscheidet (s. unten), wenn alle dieselbe Note in derselben Tonhöhe hervorbringen.

Wir haben nun zu untersuchen: 1) die namentlich in der Musik gebräuchlichen Töne und Klänge, 2) diejenige Anzahl derselben, welche unser Ohr auffassen kann, und 3) die Vorrichtungen, durch welche das Ohr zu dieser Auffassung befähigt ist oder die Theorie der Tonempfindungen.

Töne und Klänge, worüber oben S. 274 nachzusehen ist.

Zwei Töne, deren Schwingungszahl in dem einfachen Verhältniss von 1 : 2 zu einander steht, nennt man Oktaven, und zwar den Ton von der Schwingungszahl 2 die höhere Oktave zu der tieferen Oktave von der Schwingungszahl 1. Auch physiologisch sind diese Oktaven in gewisser Weise charakterisirt, nämlich dadurch, dass sie auf unser Ohr einen angenehmen und einander sehr ähnlichen Eindruck machen. Wir können die Länge der schwingenden Saite, welche die Töne giebt, auf $^1/_4$, $^1/_8$, $^1/_{16}$, $^1/_{32}$ u. s. w. verkürzen und erhalten immer wieder angenehme und ähnliche Töne. Alle diese Töne sind also um das Intervall (unter Intervall versteht man das Verhältniss der Schwingungszahlen zweier Töne zu einander) einer Oktave von einander unterschieden, und ihre Schwingungszahlen verhalten sich zu einander, wie 1 : 2 : 4 : 8 : 16 : 32 u. s. w. In der Musik sind sieben Oktaven gebräuchlich, von denen die tiefste mit C_1 (Contraoktave), die nächsten mit C, c, c', c'', c''', c'''' bezeichnet werden.

Die Musik hat die Reihe der Töne innerhalb einer Oktave in sieben Intervalle eingetheilt und auf diese Weise die Tonleiter gebildet, in welcher der erste und letzte (8.) Ton durch die beiden Oktaven dargestellt werden. Die Bezeichnungen für die Töne sind: C, D, E, F, G, A, H, C. Das Intervall zwischen E und F, sowie zwischen H und C ist im Verhältniss ungefähr halb so gross, als zwischen den übrigen Tönen. Die Intervalle zwischen den letzteren heissen deshalb ganze Töne, zwischen EF und HC halbe Töne.

Die Schwingungsverhältnisse der Tonleiter sind namentlich mit Hülfe der Sirene genau ermittelt; es verhalten sich nämlich die Schwingungszahlen von

$$\begin{array}{rccccccccccccccc} & C & : & D & : & E & : & F & : & G & : & A & : & H & : & C \\ \text{wie} & 1 & : & ^9/_8 & : & ^5/_4 & : & ^4/_3 & : & ^3/_2 & : & ^5/_3 & : & ^{15}/_8 & : & 2 \\ \text{oder wie} & 8 & : & 9 & : & 10 & : & 10^2/_3 & : & 12 & : & 13^1/_3 & : & 15 & : & 16 \end{array}$$

d. h. während der Ton C 8 Schwingungen macht, macht D 9 Schwingungen u. s. w. Man nennt das Intervall zwischen dem ersten und zweiten Tone eine Sekunde; zwischen dem ersten und dritten eine Terz u. s. f. bis zum achten eine Oktave. Während wir bisher nur die Verhältnisse der Schwingungszahlen der Töne zu einander angegeben haben, giebt die folgende von Helmholtz entworfene Tabelle die absoluten Schwingungszahlen aller Töne innerhalb der sieben gebräuchlichen Oktaven an, welche mit Hilfe der Sirene und des Savart'schen Zahnrades bestimmt worden sind:

Noten	Contra-Oktave $C_I - H_I$	Grosse Oktave $C—H$	Ungestrichene Oktave $c—h$	Eingestrichene Oktave $c'—h'$	Zweigestrichene Oktave $c''—h''$	Dreigestrichene Oktave $c'''—h'''$	Viergestrichene Oktave $c''''—h''''$
C	33	66	132	264	528	1056	2112
D	37·125	74·25	148·5	297	594	1188	2376
E	41·25	82·5	165	330	660	1320	2640
F	44	88	176	352	704	1408	2816
G	49·5	99	198	396	792	1584	3168
A	56	110	220	440	880	1760	3520
H	61·875	123·75	247·5	495	990	1980	3960

Alle die Gehörempfindungen, welche durch die verschiedensten Instrumente hervorgebracht werden, sind Klänge; Töne erzeugen nur die Schwingungen des Pendels und der Stimmgabeln (Ohm). Die Klangfarbe, das Timbre, beruht auf der Zahl und Stärke der Obertöne, welche bei den verschiedenen Instrumenten den Grundton begleiten.

Wir wollen hier noch betrachten, wie man sich die Entstehung einer so komplizirten, periodischen Bewegung, durch welche der Klang erzeugt wird, vorzustellen hat. Wird eine Violinsaite durch den Bogen angestrichen, so kann dieselbe in ihrer ganzen Länge schwingen; gleichzeitig aber hat die Saite auch die Neigung sich in zwei Hälften zu theilen, deren jede für sich schwingt. Es ist nun verständlich, dass, während die ganze Saite ihre Schwingung ausführt, zugleich auch jede Hälfte ihre Schwingungen machen kann; so gesellt sich zu der Schwingung des Grundtones der Saiten ein zweiter, leiserer, der erste Oberton hinzu. Diese Schwingung kann sich noch weiter kompliziren, indem nämlich gleichzeitig die Saite auch noch in drei gleichen Theilen schwingt; in diesem Falle klingt dann noch der zweite Oberton mit u. s. f.

Das Ohr des Menschen besitzt nun die Fähigkeit, alle die Töne, welche durch 33—3960 Schwingungen hervorgerufen werden, aufzufassen. Doch ist das noch nicht die Grenze der Wahrnehmbarkeit, denn Savart will noch Töne wahrgenommen haben, die durch 7—8 Stösse erzeugt worden sind, doch meint Helmholtz, dass die von Savart gehörten Töne Obertöne des Grundtones von 7—8 Schwingungen gewesen seien. Jedenfalls beginnt nach Helmholtz der musikalische Charakter der Töne erst bei 28—30 Schwingungen in der Sekunde; die tieferen Töne erzeugen nur ein Schwirren und Dröhnen im Ohr.

Umgekehrt waren die höchsten Töne, die Savart wahrnehmen konnte, durch 24000 Stösse in der Sekunde erzeugt, und Despreetz hat durch kleine Stimmgabeln einen Ton von 38016 Schwingungen erhalten. Indess verlieren die Töne, welche über die siebente Octave hinausreichen, ihren angenehmen, musikalischen Charakter, erregen eine schmerzhafte Empfindung und sind ihrer Höhe nach nur sehr unsicher zu unterscheiden.

Im Allgemeinen kann eine Tonempfindung niemals durch **eine**

Schwingung erzeugt werden, zum wenigsten müssen deren zwei mit hinreichender Geschwindigkeit in periodischer Wiederkehr aufeinander folgen; denn hält man gegen ein schnell rotirendes SAVART'sches Zahnrad ein Kartenblatt, so hört man einen Ton, der immer tiefer und dumpfer wird, je mehr Zähne man aus dem Rade entfernt; bei zwei Zähnen ist ein Ton zwar vernehmbar, aber sehr dumpf; ist nur noch ein Zahn am Rade geblieben, so hört man keinen Ton mehr, sondern nur einen Stoss.

Die Geräusche entstehen durch unregelmässige, nicht periodische Schwingungen; man kann sie als reibende, knarrende, zischende Geräusche unterscheiden. Diese Charaktere hängen zum Theil von der Stärke und der Geschwindigkeit der Stösse ab, zum Theil auch davon, dass dem Geräusch wirkliche Töne von verschiedener Höhe beigemischt sind; in diesem Falle können wir die Geräusche auch nach ihrer Höhe unterscheiden. So sind z. B. Reibgeräusche mit tiefen, zischende Geräusche mit hohen Tönen verbunden.

Theorie der Tonempfindungen.

Die Perzeption einer so grossen Anzahl von Tönen durch unser Ohr ist dadurch möglich, dass die radial gefaserte Basilarmembran des CORTIschen Organes, die wir als aneinander gereihte Saiten von verschiedener Länge betrachtet haben, in ihren einzelnen Theilen in Mitschwingung versetzt werden kann durch die Töne, welche ihrem Eigentone entsprechen. Durch diese Schwingungen werden die auf der Basilarmembran liegenden Theile, namentlich die Härchenzellen ebenfalls in oscillirende Bewegungen und damit auch die in sie eintretenden Nerven in Erregung versetzt, sodass die Empfindung verschieden hoher Töne (in weiterer Entwicklung der Lehre von der spezifischen Energie) als durch die Erregung verschiedener Fasern des Gehörnerven hervorgerufen zu betrachten ist. Der ganze akustische Apparat der Schnecke stellt sich demnach wie eine Klaviatur dar, welche durch die verschiedensten Töne, auf die sie abgestimmt ist, in Schwingungen versetzt wird (HELMHOLTZ).

Das Ohr besitzt aber noch die weitere Fähigkeit, bei gehöriger Aufmerksamkeit neben dem am stärksten erklingenden Grundton eines Klanges auch einen oder mehrere der schwächer klingenden Obertöne zu unterscheiden, also die Fähigkeit, einen Klang zu analysiren (das Auge besitzt diese Fähigkeit für das Licht nicht, s. oben), und es analysirt also das Ohr gleichsam nach dem FOURIER'schen Lehrsatz periodische Schwingungen von komplizirter Form in einfache Schwingungen. Diese Erscheinung lässt sich nach derselben oben gegebenen Theorie erklären. Ein Klang nämlich erregt die akustischen Apparate in der Schnecke in der Weise, dass durch die in demselben enthaltenen Töne alle Apparate in der

Schnecke in Schwingungen versetzt werden, welche auf die entsprechenden Töne abgestimmt sind, mit dem Unterschiede aber, dass der Grundton die stärksten Schwingungen hervorruft, die Obertöne um so schwächer, je weiter sie sich in ihrer Schwingungszahl von der des Grundtones entfernen. Dadurch werden gleichzeitig eine Anzahl von Nervenfasern erregt, welche die Impulse zum Gehörcentrum leiten, wo die Klangempfindung hervorgerufen wird. Die Empfindung eines Klanges entsteht also dadurch, dass zu der Erregung bestimmter Nervenfasern des Schneckennerven, die durch den Grundton hervorgerufen wird, eine mehr oder weniger schwache Erregung bestimmter anderer Nervenfasern hinzutritt, deren Enden durch die Obertöne erregt werden.

Einen Beweis für diese Theorie hat Helmholtz durch folgenden Versuch geliefert: er liess eine Reihe von Stimmgabeln, welche die zu einem Grundton gehörigen Obertöne erzeugten, gleichzeitig ertönen: es enstand ein Klang, der einem bestimmten, komplizirten Wellensystem entsprach. Er liess nun die Stimmgabeln nicht alle gleichzeitig ertönen, sondern es folgten die einzelnen in kurzen Intervallen auf einander; es entstand jetzt offenbar ein Wellensystem von ganz anderer complizirter Form, welches, wenn es als solches die Schneckenapparate in Schwingungen versetzen würde, einen ganz anderen Klang erzeugen müsste. Das ist aber niemals der Fall, sondern es entsteht jedesmal derselbe Klang, woraus offenbar hervorgeht, dass das Ohr die Klänge analysirt, in seine Komponenten zerlegt.

Aus der geringeren Breite der Basilarmembran an der Basis gegenüber der Breite an der Spitze folgert man, dass die Fasern der ersteren durch die hohen, die der letzteren durch die tiefen Töne angesprochen werden. Bei der Kürze der Basilarmembran (nach Hensen's Messungen an Neugebornen ist sie an der Spitze einen halben, an der Basis einen zwanzigstel Millimeter breit) liesse sich vermuthen, dass tiefe Töne überhaupt gar nicht wahrgenommen werden könnten. Dagegen ist zu bemerken, dass die Querfasern der Basilarmembran nicht frei ausgespannt sind, sondern von den aufliegenden Theilen, namentlich den Corti'schen Bögen, belastet werden, wodurch ihr Eigenton bedeutend herabgestimmt wird.

Früher hatte Helmholtz die Corti'schen Bögen als diejenigen Apparate angesehen, welche durch die Wellen des Labyrinthwassers in Mitschwingungen versetzt würden, doch musste diese Annahme aufgegeben werden angesichts der von Hasse entdeckten Thatsache, dass in der Schnecke der Vögel, die sicher musikalisches Gehör besitzen, die Corti'schen Bögen vollständig fehlen. Die ganze Theorie ist wesentlich nur eine weitere Entwicklung der Lehre von der spezifischen Energie, welche, wie die Theorie der Gesichtempfindungen durch die Farbenblindheit, eine ähnliche Stütze dadurch erhält, dass Gehörstörungen vorkommen, bei denen aus der Tonskala einige Töne nicht perzipirt werden können.

Die Empfindung von Geräuschen wird durch die Annahme verständlich, dass die unregelmässigen Schwingungen auch sehr unregelmässige Bewegungen der Basilarmembran hervorrufen, welche eine verworrene Empfindung, wie wir sie eben beim Geräusch haben, erzeugen.

Die Bogengänge. Alle unsere Gehörsempfindungen haben wir durch Erregung von nervösen Apparaten in der Schnecke entstehen sehen, so dass die

Bogengänge gewissermaassen als ein überflüssiges Anhängsel der Schnecke erscheinen. In der That haben sie mit dem Hören nichts zu thun, denn nach Flourens bleibt das Gehör nach Zerstörung der Bogengänge vollkommen normal. Dagegen treten Störungen des Gleichgewichtes auf: Tauben z. B., denen die Bogengänge zerstört werden, verdrehen den Kopf so, dass der Schnabel umgekehrt nach oben sieht, zeigen ferner einen unsicheren Gang und machen häufig Zwangsbewegungen (s. unten), ein Resultat, das von allen neueren Beobachtern (Goltz, Breuer u. A.) bestätigt wird. Nach Brown-Sequard hat die Durchschneidung des N. acusticus denselben Erfolg. Zerstörung der Schnecke hat den umgekehrten Erfolg: Taubheit ohne Bewegungsstörungen. Nach Stieda entspringt der Hörnerv aus zwei verschiedenen Kernen, von denen der eine unter dem Boden der Rautengrube, der andere in dem Crus cerebelli ad medullam oblongatam gelegen ist. Es ist nun möglich, dass der eine Theil des Nerven zu den Ampullen und den Bogengängen geht, ohne mit dem Hören etwas zu thun zu haben, sondern nur mit der Empfindung von der Gleichgewichtsanlage des Körpers (Brücke), während der andere zur Schnecke gelangt und ausschliesslicher Hörnerv ist. Doch begegnet diese Auffassung berechtigten Zweifeln.

Harmonie der Klänge.

Wenn zwei Töne oder Klänge gleichzeitig erklingen, so rufen uns dieselben eine angenehme oder unangenehme Empfindung hervor. Die angenehmen Zusammenklänge bezeichnet man als Konsonanz und die unangenehmen als Dissonanz. Im Allgemeinen sind diejenigen Töne konsonant, deren Schwingungen in einem einfachen Zahlenverhältniss zu einander stehen; so ist die Oktave *c* und *c'* (wie 1 : 2) die beste Konsonanz; ferner ist die Quinte *c* und *g* (wie 2 : 3) konsonant, ebenso die Terz *c* und *e* (wie 4 : 5); zwei näher liegende Töne wie *c* und *d* (8 : 9) sind dagegen dissonant. Helmholtz hat nun gezeigt, dass die Konsonanz auf kontinuirlicher, die Dissonanz auf diskontinuirlicher Tonempfindung beruhe. Der Sachverhalt ist folgender: Wenn zwei Töne, welche um ein oder ein halbes oder noch geringeres Intervall von einander entfernt sind, gleichzeitig ertönen, so hört man einzelne Stösse, welche um so langsamer auftreten, je geringer das Intervall der beiden Töne ist. Man nennt diese Stösse Schwebungen. Diese Schwebungen sind nichts anderes als Interferenzen der Schallwellen, indem Wellenberge mit Wellenthälern zusammenfallen und ihre Bewegungen gegenseitig aufheben. So entstehen abwechselnde Verstärkungen und Schwächungen der Töne, welche eine diskontinuirliche Tonempfindung und damit eine Dissonanz geben. Die Dissonanz ist also Folge der Schwebungen, die um so langsamer eintreten werden, je näher die beiden Töne einander liegen, weil es um so länger dauert, bis der höhere Ton dem tieferen um einen ganzen Wellenberg vorangeschritten ist, und umgekehrt; bei einer gewissen, grossen Differenz der Schwingungszahlen der beiden Töne entschwinden die Schwebungen dem Ohre vollständig.

Die Anzahl der Schwebungen, die zwischen Tönen von gleichem Intervall in der Sekunde entstehen, ist gleich der Differenz ihrer Schwingungszahlen. Die Dissonanz ist um so grösser, je grösser die Anzahl der Schwebungen ist und erreicht bei 33 Schwebungen ihr Maximum, wie z. B. h' bis $c'' = 528 - 495 = 33$ Schwebungen; in den tieferen Tönen z. B. $H - C = 62 - 66 = 4$ Schwebungen ist die Dissonanz viel geringer, wie im Allgemeinen in den tiefen Tonlagen, während sie in den mittleren am stärksten ist und in den hohen Tonlagen verschwindet.

Kombinationstöne. Klingen zwei Töne von verschiedener Höhe gleichzeitig kräftig und gleichmässig anhaltend zusammen, so entstehen neue Töne, welche Kombinationstöne genannt werden. Dieselben zerfallen in zwei Klassen, von denen die ersten Differenztöne (auch Tartini'sche Töne) heissen und dadurch charakterisirt sind, dass ihre Schwingungszahl gleich ist der Differenz der Schwingungszahl der primären Töne. Die Summationstöne (Helmholtz), welche die zweite Klasse bilden, sind ihrer Schwingungszahl nach gleich der Summe der Schwingungszahlen der primären Töne. Die Entstehung dieser Töne ist von Helmholtz darauf zurückgeführt worden, dass die Schwingungen der tönenden Körper nicht mehr als unendlich klein betrachtet werden und nicht genaue Pendelschwingungen sind, um so weniger, je grösser ihre Amplitude ist. So geben stark anhaltende Klänge, wie die einer Orgel, starke Kombinationstöne.

Wie die Grundtöne, so können auch die Obertöne und endlich auch die Kombinationstöne Veranlassung zu Schwebungen und damit zu Dissonanzen geben, doch sind die durch Kombinationstöne hervorgerufenen Schwebungen von geringerer Bedeutung, als die der Obertöne.

Der Akkord. Klingen mehr als zwei Töne zusammen, so entsteht der Akkord. Derselbe ist konsonant, wenn jeder Ton desselben mit jedem anderen konsonant ist, wenn also die Töne des Akkordes mit einander keine Schwebungen erzeugen. So ist der bekannte Dreiklang *CEG* ein konsonirender Akkord; die Musik kennt deren noch eine ganze Reihe.

Man unterscheidet in der Musik die Akkorde als Dur-Akkorde und als Moll-Akkorde. Der Dreiklang *CEG* bildet für die ersteren den Grundakkord, für die letzteren der Dreiklang *CEsG*. Beide Akkorde klingen für unser Ohr durchaus verschieden. Der Dur-Akkord hat etwas Bestimmtes, Klares und Abgeschlossenes, wodurch er das Gefühl der Befriedigung zu erwecken vermag, während der Moll-Akkord den Charakter des Unklaren und Verhüllten an sich trägt, sodass er sich zum Ausdruck von unbestimmten und trüben Stimmungen eignet. Akustisch unterscheiden sie sich nach Helmholtz dadurch, dass im Dur-Akkord die entstehenden Kombinationstöne konsoniren, dagegen im Moll-Akkord dissoniren.

3. Die Gehörwahrnehmungen.

Tritt zu einer Gehörempfindung der psychische Akt, welcher zu einem unbewussten Schlusse führt, so entsteht in gleicher Weise eine Gehörwahrnehmung, wie wir es in ausgedehntem Maasse bei den Gesichtswahrnehmungen gesehen haben. In derselben Weise werden die Tonempfindungen auf Grund der gemachten Erfahrung im Sinne des Gesetzes der exzentrischen Empfindung nach aussen, resp. an den Ort der Ursache der Empfindung verlegt.

Beurtheilung der Richtung und Entfernung des Schalles.

Man pflegt die Richtung, aus der ein Schall kommt, im Allgemeinen aus seiner Intensität zu erschliessen, wobei die Ohrmuschel gewisse Dienste leistet. Bei gleicher Entfernung der Schallquelle nämlich wird die Intensität des Schalles für uns am grössten sein, wenn das Ohr der Schallquelle gerade zugewendet wird, sodass die Ohrmuschel die günstigste Stellung einnimmt, um Schallwellen in den äusseren Gehörgang zu reflektiren. Weniger günstig steht sie, wenn der Schall von vorn kommt und am ungünstigsten, wenn der Schall von hinten kommt. Auf diese Weise ist eine Orientirung über die Richtung des Schalles möglich, namentlich wenn durch Kopfbewegungen Vergleiche angestellt werden. Die folgenden Versuche von Ed. Weber unterstützen diese Ansicht: Achtet man auf einen von vorn kommenden Schall und setzt beide Hohlhände, nach hinten gerichtet, so vor das Ohr, dass sie künstliche Ohrmuscheln bilden, so scheint der Schall von rückwärts zu kommen. Ferner hat Weber beobachtet, dass wir die Richtung des Schalles sehr schlecht unterscheiden, wenn die Ohrmuschel platt an den Kopf angedrückt wird.

Nach der Intensität des Schalles pflegen wir auch die Entfernung der Schallquelle zu beurtheilen in der Weise, dass wir die Quelle eines schwachen Schalles in grosse, die eines starken Schalles in geringe Entfernung verlegen. Doch sind wir, sowohl was die Richtung als die Entfernung der Schallquelle betrifft, noch weit grösseren Täuschungen ausgesetzt, als es beim Gesicht der Fall ist.

Hören mit beiden Ohren.

Wir benutzen das Hören mit beiden Ohren zur Unterstützung unseres Orientirungsvermögens über Richtung und Entfernung der Schallquelle, indem wir durch die Bewegung des Kopfes bald das eine, bald das andere Ohr in die Stellung bringen, bei der wir den Schall am stärksten hören.

Obgleich wir einen Schall mit beiden Ohren nur einfach hören, so ist doch nicht zu entscheiden, ob, wie bei den beiden Netzhäuten, auch

eine „Identität" der beiden Hörnervenenden vorhanden ist. Gegen die Identität spricht folgender Versuch von Dove: Wenn man zwei gleich gestimmte Stimmgabeln vor den beiden Ohren ertönen lässt und die eine um ihre Axe so dreht, dass ihr Ton abwechselnd verschwindet und wieder erscheint, so scheinen beide Stimmgabeln abwechselnd zu tönen, und zwar hören wir die feststehende nur dann, wenn die andere nicht gehört wird. Es nimmt nämlich die Erregbarkeit des Ohres ab, auf der kontinuirlich gereizten Seite mehr, als auf der anderen, die intermittirend gereizt wird und ein Ton wird bei gleich starker Erregung nur von dem höher erregbaren Ohre wahrgenommen. Gegen die Identität spricht ferner eine Beobachtung von Fessel und Fechner, nach welcher eine Anzahl Individuen schon normal, noch häufiger in krankhaften Zuständen (v. Wittich), denselben Ton auf der einen Seite höher, als auf der anderen empfinden.

§ 4. Der Geruchssinn.

Wenn die Enden des Riechnerven, des N. olfactorius in der Nase, durch gewisse Stoffe, die man Riechstoffe nennt, erregt werden, so entsteht eine Geruchsempfindung. Die Enden dieses Nerven breiten sich in der Schleimhaut des oberen Abschnittes der Nasenhöhle, der Regio olfactoria aus, welche sich über den oberen und zum Theil den mittleren Nasengang erstreckt. Dieselbe zeichnet sich deutlich durch ihre gelbe Farbe von der übrigen Schleimhaut der Nase aus und dadurch, dass sie nicht flimmert, sondern besondere Epithelzellenbildungen trägt, die zum Theil als Endorgane des Richnerven zu betrachten sind. In der Schleimhaut der Regio olfactoria kennt man Cylinderzellen und Riechzellen (M. Schultze); die letzteren unterscheiden sich von den Cylinderzellen durch ihren schlankeren Bau, besonders durch ein verschmälertes oberes Stück und dadurch, dass sie mit den Fasern des N. olfactorius in direkter Verbindung stehen. An ihren freien Enden tragen die Riechzellen öfters haarförmige Gebilde.

Nach S. Exner sollen beide Zellenarten der Regio olfactoria nur in indirekter Verbindung mit dem Riechnerven stehen, indem sie beide in ein Maschenwerk übergehen, in das auch die Olfactoriusenden eintreten.

Die Riechstoffe, welche wahrscheinlich auf die Riechzellen wirken, müssen, wenn sie wirksam sein sollen, in gasförmigem Zustande sich befinden, um sich in der Luft verbreiten zu können, und einigermaassen in Wasser löslich sein, damit sie sich in der Flüssigkeit, welche die Riechschleimhaut durchdringt, zu vertheilen vermögen. Eine letzte Bedingung für die Entstehung der Geruchsempfindung ist die, dass die Riechstoffe mit der Inspirationsluft der Riechschleimhaut zugeführt werden, und zwar muss eine fortwährende Ventilation der Luft stattfinden,

denn stagnirt die Luft, in welcher sich der Riechstoff befindet, so hört die Geruchsempfindung bald auf.

Riechstoffe, mit welchen der Ausathmungsstrom beladen ist, erregen keine Geruchsempfindung, weil derselbe durch den Keilbeinkörper von der Regio olfactoria abgelenkt wird.

Der Geruchssinn des Menschen ist von ausserordentlicher Feinheit, denn die Mengen von Riechstoff, die zur Hervorrufung einer Geruchsempfindung ausreichen, sind so gering, dass sie selbst durch die feinsten chemischen Methoden nicht nachweisbar sind; so z. B. genügt von Moschus ein zweimilliontel eines Milligramms, um den spezifischen Moschusgeruch hervorzubringen (VALENTIN).

Die Geruchsqualitäten sind so verschieden und so zahlreich, als die Riechstoffe selbst, und es giebt kaum zwei Riechstoffe, welche dieselbe Geruchsempfindung hervorrufen. Man kann nur im Allgemeinen die Gerüche in Wohlgerüche, die uns angenehm sind, und in üble Gerüche, die uns unangenehm sind, unterscheiden, ohne dass sich indess sagen liesse, wodurch dieser Unterschied physiologisch begründet sei. Eine sehr grosse Zahl von anderen Gerüchen lassen sich in keine der beiden Arten einreihen.

Die Geruchsempfindungen sind häufig von Tastempfindungen begleitet, da in der Nasenschleimhaut aueh noch zahlreiche Gefühlsnerven (N. trigeminus) enden und zwar in den Fällen, wenn die Riechstoffe neben dem Riechnerven auch die Gefühlsnerven zu erregen im Stande sind. Dies gilt namentlich von starken flüchtigen Säuren und Basen, wo man dann neben der Geruchsempfindung auch stechende (Ammoniak) und prickelnde Gefühlsempfindungen hat.

§ 5. Der Geschmacksinn.

Eine ganze Reihe von Substanzen erregt, wenn eine derselben auf die Zunge gebracht wird, eine Empfindung, welche man als Geschmacksempfindung bezeichnet. Im Allgemeinen werden vier Geschmacksqualitäten unterschieden, nämlich süss, sauer, bitter und salzig. Diese Qualitäten entsprechen einigermaassen dem chemischen Charakter der Stoffe, durch welche sie verursacht werden. Sauer schmecken die Säuren, süss die von der Chemie als mehratomige Alkohole bezeichneten Körper, z. B. Glycerin, Traubenzucker u. a.; salzig die leicht löslichen Neutralsalze der Alkalien und bitter die Alkaloide, doch kommen davon Ausnahmen vor, so z. B. schmeckt neutrales essigsaures Bleioxyd süss (Bleizucker).

Unter den einzelnen Theilen der Mundhöhlenschleimhaut liegt die ausgedehnteste Geschmacksempfindung in der Zunge, deren Spitze, Ränder sowie deren hinterstes Drittel des Zungenrückens zu schmecken vermögen. Ferner sollen Geschmacksempfindung besitzen die vorderen Gaumenbögen

und ein schmaler Streif des weichen Gaumens dicht hinter dem harten Gaumen.

Die Geschmacksnerven sind vorzüglich der N. glossopharyngeus und der N. lingualis des Trigeminus; der letztere vermittelt wahrscheinlich die Empfindung von süss und sauer (das Nähere s. oben S. 307 u. 308).

Die peripherischen Endapparate des Geschmacksnerven sind die Schmeckbecher (SCHWALBE) oder Geschmacksknospen (LOVÉN), welche sich namentlich in den Papillae circumvallatae, aber auch in den Papillae fungiformes und filiformes in geringerer Anzahl finden, und zwar liegen sie vorwiegend in dem geschichteten Pflasterepithel der seitlichen Abhänge der Papillae circumvallatae. Die Schmeckbecher sind flaschenförmige Gebilde mit einem auf die Oberfläche führenden Ausführungsgange; ihr Inneres enthält Zellen, in denen die Fasern des N. glossopharyngeus enden, denn nach Durchneidung dieses Nerven waren die Schmeckbecher auf der operirten Seite innerhalb fünf Monaten bei jungen Kaninchen vollständig verschwunden (v. VINTSCHGAU u. HÖNIGSCHMIED).

Die Art der Erregung dieser Endorgane ist wahrscheinlich eine chemische, denn die Substanzen, welche Geschmacksempfindungen erregen, müssen entweder schon gelöst oder auf der Zunge löslich sein.

Um die verschiedenen Geschmacksqualitäten zu erklären, muss man annehmen, dass es verschiedene Arten von Geschmacksfasern giebt, welche die Erregungen zum Centrum leiten, das jedesmal mit seiner entsprechenden Energie reagirt.

Der elektrische Geschmack. Leitet man einen konstanten Strom durch die Zunge, indem man den positiven Pol an die Zungenspitze und den negativen Pol an den Nacken setzt, sodass der Strom von der Zungenspitze zur Zungenwurzel fliesst, so empfindet man an der Zungenspitze einen deutlich sauren Geschmack: wechselt man die Pole, sodass der negative Pol an der Zungenspitze liegt, so hat man einen alkalischen (laugenartigen) Geschmack. Die ganze Erscheinung nennt man den elektrischen Geschmack. Derselbe kann nicht davon herrühren, dass der konstante Strom die in der Mundhöhle befindlichen Salze in Säure und Alkali zerlegt, die sich am negativen resp. positiven Pole abscheiden und ihrerseits auf die Geschmacksnerven wirken; denn bringt man die Pole nicht direkt an die Zungenspitze, sondern an einen indifferenten feuchten Leiter, den man mit der Zungenspitze in Verbindung setzt, so pflegt der elektrische Geschmack durchaus nicht zu fehlen (ROSENTHAL).

Anhang.

Das psychophysische Gesetz. Als Maass für die Grösse der Empfindung, die durch einen sensiblen Eindruck erzeugt wird, dient der kleinste durch die Empfindung noch wahrnehmbare Erregungszuwachs (s. oben S. 318). Dieser letztere ist nun der Grösse des schon vor-

handenen Reizes proportional, sodass ein Reiz um so mehr verstärkt werden muss, um noch einen Empfindungszuwachs hervorzurufen, je grösser die Empfindung selbst schon ist (E. H. WEBER). Aus diesem Gesetz hat FECHNER abgeleitet, dass die Empfindungen proportional dem Logarithmus der Reizgrösse zunehmen: FECHNER's psychophysisches Gesetz. Diejenige Reizgrösse, die eben eine Empfindung hervorzurufen vermag, heisst der „Schwellenwerth" des Reizes.

Auf Grund der Annahme eines Leitungswiderstandes in den Ganglienzellen (s. unten) hat BERNSTEIN mit Hülfe einiger Voraussetzungen das FECHNER'sche Gesetz dahin vereinfacht, dass die Stärke der Empfindung direkt proportional der Zahl der im Centrum erregten Elemente (Ganglienzellen) ist. Die Voraussetzungen sind: 1) Die Erregung erleidet bei ihrer Ausbreitung im Centrum einen Verlust ihrer Intensität, der immer einen gleichen Bruchtheil ihrer eignen Grösse beträgt; 2) der schliesslich unmerkliche Werth des Reizes ist gleich dem Schwellenwerth der Erregung; 3) die Intensität der Empfindung ist proportional der Grösse des Ausbreitungsbezirkes des irradiirenden Reizes.

Drittes Kapitel.

Die nervösen Centralorgane.[1]

Die nervösen Centralorgane, Gehirn, verlängertes Mark und Rückenmark, sind aus den nervösen und nicht nervösen Elementen zusammengesetzt. Die letzteren werden durch Bindegewebe repräsentirt, welches den ersteren zur Stütze dient und deshalb auch das Stützgewebe genannt wird. Die nervösen Elemente sind die Nerven- oder Ganglienzellen und die Nervenfasern. Auf einem Durchschnitt durch Gehirn oder Rückenmark unterscheidet man die graue und die weisse Substanz: die graue enthält die Nervenzellen und freie Axencylinder, die weisse besteht aus markhaltigen Nervenfasern und verdankt ihre Farbe der starken Lichtreflexion durch das Nervenmark. Die Nervenzellen sind diejenigen Gebilde, welche wir als die Träger der den nervösen Centralorganen spezifischen Funktionen zu betrachten haben, während die Nervenfasern (intercentrale Fasern) auch hier, wie an der Peripherie, nur der Leitung dienen.

Chemie der Centralorgane.

Die weisse Substanz des Gehirns und Rückenmarks reagirt während des Lebens und im Ruhezustand schwach alkalisch oder neutral: die graue Substanz zeigt stets eine saure Reaktion, deren Stärke nach dem Absterben zunimmt (Gscheidlen). Ihrer chemischen Zusammensetzung nach bestehen die Centralorgane aus Wasser, organischen und anorganischen Bestandtheilen; die organischen sind: 1) Eiweisskörper, 2) Glutin, 3) Cerebrin und Lecithin, 4) Fette und Cholestearin, 6) Inosit, 7) Hypoxanthin, Xanthin und Kreatin, 8) Milchsäure, 9) flüchtige Fettsäuren, 10) Harnsäure; die anorganischen: 1) freie Phosphorsäure, 2) phosphorsaure

---

[1] Flourens, Recherches experim. sur les propriétés et les fonctions du syst. nerv. 2. édit. Paris 1842. Longet, Anatomie und Physiologie des Nervensystems. 1849. M. Schiff und Vulpian, S. oben S. 300. Fr. Goltz, Beiträge zur Lehre von der Funktion der Nervencentren des Frosches. 1869. C. Eckhard, Artikel „Physiologie des Rückenmarks und Gehirns“ in Hermann's Handbuch der Physiologie. 1879.

Alkalien, 3) Magnesium, Eisenoxyd, Kieselerde, 4) schwefelsaure Alkalien und Chlornatrium.

Die quantitativen Verhältnisse der Zusammensetzung giebt die folgende Tabelle. Petrowsky fand in 1000 Theilen

	der grauen Substanz:	der weissen Substanz:
Wasser	816·042	683·508,
feste Stoffe	183·958	316·492:

in 100 Grm. des trockenen Rückstandes

	graue Substanz:	weisse Substanz:
Albumin und Glutin	55·3	24·7
Lecithin	17·2	9·9
Cholestearin und Fette . . .	18·6	51·9
Cerebrin	0·5	9·5
in Aether unlösliche Extraktst.	6·7	3·3
Salze	1·4	0·5

Die Ganglienzellen.

Die Ganglien- oder Nervenzellen bestehen aus dem Protoplasma, dem Kern und Kernkörperchen. Das Protoplasma, welches in der ganzen Dicke der Zelle feinkörnig und fibrillär erscheint, sendet Fortsätze aus, nach denen die Ganglienzellen als unipolare, bipolare und multipolare benannt werden. Unter diesen Fortsätzen tritt einer besonders hervor, der unverästelt ist und sich mit Mark umgiebt, der Axencylinderfortsatz; im Gegensatz zu diesem sind die anderen Fortsätze vielfach verästelt, von zarter Beschaffenheit, marklos und erscheinen als direkte Fortsetzungen des Protoplasma der Zelle, die Protoplasmafortsätze (Deiters).

Die Ganglienzellen besitzen Eigenschaften, die von denen der Nervenfasern durchaus verschieden und ihnen eigenthümlich sind. Diese sind:

1) Der Reflex. Der Reflex besteht darin, dass ein auf centripetaler Leitungsbahn zur Ganglienzelle gelangter Reiz („centripetale Erregung") in derselben auf eine centrifugale Bahn („centrifugale Erregung") übertragen wird, um an der Peripherie eine Thätigkeitsäusserung (z. B. Muskelbewegung, Drüsensekretion) hervorzurufen (Reflexbewegung etc.).

2) Die Automatie. In den Ganglienzellen entstehen scheinbar selbstständige Erregungen, d. h. ohne nachweisbare Ursache, die ebenfalls von Kraftäusserungen an der Peripherie gefolgt sind (z. B. die Athembewegungen unter dem Einflusse des Athemcentrums). Die Automatie unterscheidet man als kontinuirliche (Tonus) oder rhythmische, je nachdem die periphere Kraftäusserung kontinuirlich oder rhythmisch auftritt.

3) Die Seelenthätigkeit. Man begreift darunter das Denken, das Wollen, Empfinden und das Gedächtniss. Die Entwicklung dieser Thätig-

keit kann durch eine äussere, periphere Erregung veranlasst oder selbstständig entstanden sein, ebenso wie eine sichtbare Kraftäusserung folgen oder fehlen kann.

Diese Funktionen, welche den Ganglienzellen zukommen, sind aber nicht allen Nervenzellen in der Weise eigen, dass eine jede bald zu der einen, bald zu der anderen befähigt sein könnte, vielmehr dient jede einzelne Nervenzelle einer besonderen Funktion, kann also nur Reflexe, Automatie u. s. w. erregen.

Die Ganglienzellen liegen in den nervösen Centralorganen niemals einzeln, sondern in Gruppen neben einander und beherrschen in der Regel eine Vielheit von organischen Kräften, deren Zusammenwirken eine bestimmte, komplizirte Funktion bezweckt; ein solcher Ganglienzellenhaufe wird ein „Centrum" genannt (wie z. B. das Athmungscentrum, von dem eine Anzahl von Muskeln zum Zweck der Athembewegungen gleichzeitig innervirt wird).

Entsprechend ihrer Zusammensetzung aus Centren und Leitungsbahnen sind die nervösen Centralorgane zu untersuchen: 1) als Centralapparate, 2) als Leitungsapparate.

I. Das Rückenmark.

1. Das Rückenmark als Centralorgan.

Reflexe. Wenn man den sensiblen Nerven eines geköpften Frosches reizt, so treten unwillkürliche Muskelbewegungen auf, die Reflexbewegungen genannt werden. Dieselben können entweder die verschiedensten Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten sowohl auf der gereizten (einseitiger Reflex), wie gleichzeitig die der anderen Seite (doppelseitiger Reflex) betreffen, oder bestimmte Muskelgruppen und durch ihre Zweckmässigkeit den Anschein bewusster Thätigkeitsäusserungen erregen. Man nennt die ersteren ungeordnete, die letzteren geordnete Reflexbewegungen.

Die geordneten Reflexbewegungen erhält man am geköpften Frosche am leichtesten bei mässiger, kurzdauernder Reizung der Haut oder eines sensiblen Nervenstammes: dieselben bestehen in der Regel in zweckmässigen Bewegungen. Wenn man die untere Extremität reizt, so erfolgen Beugebewegungen des einen oder beider Beine, oder der Frosch macht, wenn man seine Haut mit einer Pincette kneift, Abwehrbewegungen und versucht das quälende Instrument fortzustossen.

Die ungeordneten Reflexbewegungen treten als Reflexzuckungen oder Reflexkrämpfe auf und erscheinen als klonische und tonische Kontraktionen von ganzen Muskelgruppen oder selbst sämmtlicher Körpermuskeln. Dieselben treten auf: a) bei starker, sensibler Reizung, b) bei

Vergiftung mit Strychnin, c) in gewissen pathologischen Fällen (Epilepsie, Hydrophobie, Wurmkrämpfe bei Kindern). Die Ausbreitung der Reflexbewegungen auf die verschiedenen Muskeln ist von der Grösse des Reizes und der Erregbarkeit des Rückenmarkes abhängig (bei gleicher Erregbarkeit der Muskeln); sie geschieht nach Pflüger in folgender, stets gesetzmässiger Weise: 1) Wenn der Reiz eine nur einseitige Reflexbewegung auslöst, wie es bei schwächeren Reizen stets der Fall ist, so geschieht die Bewegung auf der Seite der Reizung. 2) Erstreckt sich die Bewegung auch auf die andere Seite, wie nach stärkeren Reizen, so treten dort nur dieselben Muskeln in Thätigkeit, die auf der gereizten Seite schon thätig sind (eine Ausnahme hiervon bilden die „gekreuzten Reflexe", z. B. die Bewegung des diagonalen Hinterbeines auf Reizung eines Vorderbeines; man findet diese Reflexe bei Tritonen, Eidechsen, Schildkröten u. a., dagegen nicht bei Frosch und Kaninchen. Dies hängt, wie es scheint, mit der trabförmigen Lokomotion jener Thiere zusammen — Luchsinger). 3) Sind die Bewegungen auf beiden Seiten verschieden stark, so finden die stärkeren Bewegungen auf der gereizten Seite statt. 4) Wird irgend ein Punkt der Haut gereizt, so treten zunächst solche Muskeln in Aktion, deren Ursprung sich in gleicher Höhe mit dem gereizten, sensiblen Nerven befindet; breitet sich die Erregung auf weitere Bahnen aus, so sind es zunächst diejenigen Nerven, welche näher dem verlängerten Marke entspringen, niemals zuerst die ferneren.

Ganz schwache Reize, die einzeln unwirksam sind, können bei häufiger Aufeinanderfolge Reflexe auslösen; es findet also im Rückenmark eine „Summation" auf einander folgender sensibler Eindrücke statt und zwar reichen schon drei Reize in der Sekunde aus, um diese Summation zu erzeugen und zu einer kontinuirlichen Wirkung zu verschmelzen. Das Maximum der Wirkung erzielt man bei 16 Reizen in der Sekunde, darüber hinaus findet eine Steigerung der Wirkung nicht mehr statt (Rosenthal).

Die Abhängigkeit der Reflexbewegungen vom Rückenmark hat zuerst der Engländer Robert Whytt dargethan, indem er zeigte, dass sie nach der Zerstörung desselben ausbleiben. Später (1800) gab Prochaska die Wege an, auf welchen die Reflexe geleitet werden. Legallois zeigte weiter, dass zur Entstehung eines Reflexes nicht das ganze Rückenmark nöthig sei, sondern schon ein Theil ausreiche. Erst seit dem Jahre 1830, wo Joh. Müller und Marshall Hall von Neuem das Studium der Reflexe belebten, ist die Kenntniss derselben namentlich durch Longet und Brown-Séquard gefördert worden.

Die Reflexbewegungen können durch gewisse Einflüsse gehemmt oder in ihrer Thätigkeit erhöht werden. Sie werden gehemmt: 1) Vom Gehirn aus; durch den Willen können Reflexe unterdrückt werden. So z. B. treten die oben beschriebenen Reflexbewegungen am nicht enthaupteten Frosche nur sehr unsicher auf. Andrerseits ist es eine be-

kannte Erfahrung, dass während des Schlafes, wo der Wille ausgeschlossen ist, Reflexe sehr prompt eintreten. 2) Wenn nach Durchschneidung des Gehirns unterhalb der Vierhügel oder nach der Abtrennung des verlängerten Markes vom Rückenmark die Reflexerregbarkeit erhöht ist, so wird durch die Reizung der gegen das Rückenmark gelegenen Schnittflächen die Erregbarkeit herabgesetzt (SETSCHENOW). (Die Reflexerregbarkeit wird durch die Zeitdauer bestimmt, welche zwischen der Reizung und der darauf folgenden Bewegung verfliesst. Als Reiz dient in der Regel verdünnte Schwefelsäure, die auf die Haut gebracht wird, zur Zeitbestimmung benutzt man das Metronom [TÜRK]). Aus diesen Beobachtungen schliesst SETSCHENOW auf die Anwesenheit von Reflexhemmungsmechanismen in den Vierhügeln und dem verlängerten Marke. 3) Durch gleichzeitige sehr starke Reizung sensibler Nerven wird die Reflexbewegung gehemmt, wenn man z. B. die Reizung der Haut durch Schwefelsäure mit der elektrischen Reizung des centralen Hüftnervenstumpfes verbindet (GOLTZ). (In ähnlicher Weise können durch Reizung sensibler Nerven auch willkürliche Bewegungen gehemmt werden; wenn man einem Frosche einen fest schliessenden Ring um den Unterkiefer legt, so hört alle willkürliche Bewegung auf [LEWISSON]; ebenso treten Lähmungen auf Reizung von Eingeweidenerven auf, z. B. eine Lähmung der unteren Extremitäten durch Druck auf den Uterus, die Harnblase oder die Nieren.) 4) Während der Apnoë (s. S. 93) ist das Zustandekommen der Reflexe erschwert. 5) Einige Gifte, wie Morphium, Chloroform, Digitalin und Chloralhydrat, setzen die Reflexerregbarkeit herab.

Erhöht wird die Reflexerregbarkeit durch das Strychnin in dem Maasse, dass schon die leiseste Berührung der Haut, selbst schon ein Aufklopfen auf die Unterlage, auf welcher das vergiftete Thier, z. B. der Frosch, liegt, genügend ist, um allgemeine Streckkrämpfe hervorzurufen.

Die Wirkung des Strychnins ist eine rein centrale, durch welche namentlich die Rückenmarksganglien in einen Zustand erhöhter Erregbarkeit versetzt werden. Das Gift wird tödtlich durch den Krampf der Athemmuskeln, das Herz schlägt ruhig fort und bleibt nur im Augenblick des Krampfanfalles durch Reizung des Vaguscentrums in Diastole stehen. Reichliche Sauerstoffzufuhr, die zur Apnoë führt, hindert den Ausbruch der Krämpfe oder sistirt dieselben (LEUBE und ROSENTHAL); auf Hühner wirkt Strychnin in den gebräuchlichen Dosen gar nicht. Frösche können sich, da sie von der Lungenathmung grossentheils unabhängig sind, von kleinen Dosen wieder erholen; grössere Dosen wirken durch Lähmung des Rückenmarks ebenfalls tödtlich.

Gegen die Reflexhemmungsmechanismen von SETSCHENOW erhob HERZEN den Einwand, dass mechanische Reizungen jener Durchschneidungsstellen nicht den gleichen Erfolg haben, wie die von SETSCHENOW angewendete chemische Reizung. Ausserdem aber zeigte er, dass auch Durchschneidungen am entgegengesetzten Ende des Rückenmarkes, am Schwanzende (am besten an Eidechsen auszuführen),

Erhöhung der Erregbarkeit verursachen, sodass das Vorhandensein dieser Hemmungsmechanismen durchaus zweifelhaft erscheint.

Nach der Art der Reizung, welche die Reflexbewegung auslöst, theilt SETSCHENOW die Reflexe ein in „taktile“ Reflexe, welche durch Tasteindrücke, und „pathische“ Reflexe, welche durch stark wirkende, chemische Reizung hervorgerufen werden. Da die Tasteindrücke und die eigentlich sensiblen Eindrücke wahrscheinlich in verschiedenen Nervenfasern zum Rückenmark geleitet werden, so weist man auch den entsprechenden Reflexen verschiedene Bahnen an. Doch dürfte ein wesentlicher Unterschied zwischen diesen beiden Reflexen nicht bestehen, vielmehr scheint dieser Unterschied die Folge verschieden starker Reizung zu sein.

Uebereinstimmend ist beobachtet worden, dass durch Reizung der Hautenden von centripetalen Nerven Reflexe leichter ausgelöst werden, als durch Reizung ihrer Stämme, obgleich in dem Stamme sämmtliche Nerven einer Hautpartie gemeinschaftlich gereizt werden, während bei Reizung der Haut immer nur ein Theil zur Erregung kommt.

Die Entstehung einer Reflexbewegung ist an die Integrität der Reflexbahn gebunden. Dieselbe besteht (schematisch) aus der centripetalleitenden Nervenfaser, welche durch die hintere Rückenmarkswurzel in eine Ganglienzelle des Hinterhornes der grauen Substanz eintritt; aus dieser Ganglienzelle führt eine Bahn zu einer Ganglienzelle im Vorderhorn, welche ihre Impulse durch die vordere Wurzel dem Muskel zusendet. In der That ist aber die im Hinterhorn gelegene Ganglienzelle durch das von ihr ausgehende Fasernetz mit den Ganglienzellen der Vorderhörner derselben und der anderen Seite, sowie mit zahlreichen anderen, höher und tiefer gelegenen, motorischen Ganglienzellen in Verbindung, sodass der Uebertragung des Reizes auf die motorischen Nerven und deren Bewegungsorgane zahlreiche Bahnen offen stehen. Danach wäre zu erwarten, dass jeder periphere Reiz reflektorisch fast sämmtliche Muskeln in Thätigkeit versetzen müsste. Da dies aber in Wirklichkeit nicht der Fall ist, so muss man annehmen, dass die Fortleitung der Erregung in den Ganglienzellen einen Widerstand zu überwinden hat und dadurch einen Verlust ihrer Intensität erleidet, welcher der Intensität der Erregung selbst proportional angenommen werden kann (J. BERNSTEIN). Hieraus folgt, dass sich die Erregung im Rückenmark um so weiter ausdehnen wird, je stärker der Reiz ist; es wird also ein schwacher Reiz nur eine beschränkte, der Erregungsstelle nahe gelegene Gruppe von Ganglienzellen erreichen und demnach nur eine gewisse, geringe Anzahl von motorischen Fasern erregen; erst bei zunehmender Grösse des Reizes werden auch entferntere und schliesslich sämmtliche motorische Fasern erregt und deren Muskeln zur Thätigkeit veranlasst werden (Krämpfe). Es liegt weiter auf der Hand, dass der Erregungsbezirk sich um so weiter wird ausdehnen können, wenn bei gleicher Reizgrösse der spezifische Widerstand der Nervenzellen sich verringert hat, wie solches bei der Strychninwirkung vermuthet wird und in den pathologischen Fällen von

sogenannter „reizbarer Schwäche“ und „Hysterie“, in denen ausserordentlich leicht Krämpfe eintreten: die Reflexkrämpfe sind dann die Folge einer erhöhten Erregbarkeit der Ganglien.

Die Hypothese von dem Widerstande in den Nervenzellen reicht indess noch nicht aus, um das Zustandekommen der geordneten, zweckmässigen Reflexbewegungen zu erklären. Von diesen kann man sich vorstellen, dass das Thier den Gebrauch der hierfür nothwendigen Muskeln im Interesse seiner Existenz von früh an durch Erfahrung erlernt und auf seine Nachkommen vererbt hat. Die Ganglienzellengruppe ist also jedesmal für einen bestimmten Zweck gleichzeitig erregt worden und hat sich auf diese Weise zu einem einheitlichen Mechanismus entwickelt, auf dessen Bahn der Widerstand für den Reiz geringer ist, als in den anderen Nervenzellen. Daher wird ein peripherer Reiz, der in diese Bahn eintritt, stets den ganzen Mechanismus und damit jene zusammengehörige Muskelgruppe erregen. So kommt es bei mässig starken Reizen zu geordneten, zweckmässigen Reflexbewegungen, die in allgemeine Krämpfe übergehen, wenn der Reiz so stark wird, dass er über jene Gangliengruppe hinauszugreifen vermag.

Die reflektorische Uebertragung eines sensiblen Reizes auf eine motorische Faser bedarf einer messbaren Zeit, die nach Helmholtz $^1/_{30}$ bis $^1/_{10}$ Sekunde beträgt. Die Zeit, welche beim einseitigen Reflex („Reflexzeit“) zwischen Erregung und Bewegung verfliesst, ist geringer als die Zeit bei dem doppelseitigen Reflex („Zeit der Querleitung“). Diese beiden Zeiten nehmen mit zunehmender Reizstärke ab und erreichen ein Minimum, wo sie unmerklich werden können. Durch Ermüdung und Abkühlung wird die Reflexzeit und die Zeit der Querleitung verlängert (Rosenthal).

Im Rückenmark liegen eine Anzahl von Centren für geordnete Reflexbewegungen, die im Thierleben eine wesentliche Bedeutung besitzen und deshalb hier angereiht werden sollen:

1) Ein Centrum für die Defäkation (Centrum ano-spinale), das bei Hunden in der Höhe des 5. Lendenwirbels (Budge), bei Kaninchen zwischen dem 6. und 7. Lendenwirbel gelegen ist; die centripetalen Nervenfasern kommen aus dem Plex. haemorrhoidalis superior, medius und inferior, sowie dem Plex. mesentericus inferior; die centrifugale Bahn bilden Nervenfasern aus dem Plex. pudendus; die Muskeln sind die Sphincteres ani, die in ihrer Thätigkeit nachlassen (Reflexhemmung), und die Bauchpresse (Zwerchfell und Bauchmuskeln). Der Sphincter ani externus macht, wenn nach Durchschneidung des Rückenmarkes der Finger ins Rectum eingeführt wird, rhythmische Bewegungen (Goltz).

2) Ein Centrum für das Harnlassen (Centrum vesico-spinale) liegt unterhalb des vorigen. Centripetale Bahn: Nn. vesicales; centrifugale

Bahn: Nn. vesicales; Muskeln: M. detrusor urinae. Die Thätigkeit dieser beiden Centren kann durch den Willen eine Zeit lang gehemmt werden.

3) Ein Centrum für die Ejakulation des Samens. Centripetale Bahn: N. dorsalis penis; centrifugale Bahn: Nn. perinaei; Muskel: M. bulbocavernosus.

4) Ein Centrum für den Geburtsakt; centripetale Bahn: Fasern aus dem Plex. uterinus; centrifugale Bahn: motorische Nerven des Uterus; Muskel: Uterusmuskulatur.

5) Centren für Sehnenreflexe, mit denen es folgende Bewandtniss hat: Wenn man auf das Ligamentum patellare (Sehne des Quadriceps) schnelle Schläge applizirt, so entstehen Zuckungen im M. quadriceps (Patellarsehnenreflex); ebenso im Triceps surae, wenn man die Achillessehne trifft (Achillessehnenreflex) (Erb, Westphal). Für den Patellarsehnenreflex liegt das Centrum wahrscheinlich zwischen dem 3. und 4. Lendenwirbel und zwar ist es allein die Zerstörung des Seitenstranges, welche den Reflex aufhören macht. Diese Reflexe werden aber nur durch mechanischen Reiz ausgelöst und es scheint, dass auf der Grenze von Muskel und Sehne besondere Nerveneinrichtungen vorhanden sind, deren mechanische Erregung eben jene Phaenomene hervorruft (Senator).

6) Das Begattungscentrum (Frosch); von hier aus wird beim Männchen jene Muskelgruppe innervirt, durch welche die während des Begattungsaktes nothwendige Umarmung besorgt wird.

Als bemerkenswerth sei hier noch erwähnt, dass die motorischen Ganglien des Rückenmarkes durch Erstickungs- und überhitztes Blut direkt erregbar sind (Luchsinger). Durchschneidet man bei Katzen das Rückenmark hinter dem letzten Brustwirbel, und macht, nachdem sich das Thier im Verlauf von ca. 20 St. erholt hat, einen Erstickungsversuch (Reizung durch Erstickungsblut s. oben S. 96), so treten klonische Krämpfe der hinteren Extremitäten, schliesslich auch Streckkrämpfe auf. Das gleiche Resultat giebt auch die Erregung durch überhitztes Blut (Erwärmung des Blutes auf 40° C.). Um sich vor der Täuschung zu schützen, als wäre die Erregung keine direkte, sondern geschähe reflektorisch durch Reizung sensibler Nerven, waren vor dem Erstickungsversuche alle sensiblen Wurzeln des Lendenmarkes im Wirbelkanal durchschnitten worden.

Automatie. Die automatischen Bewegungen sind ausschliesslich koordinirte Bewegungen, die ihre Entstehung den Erregungen verdanken, welche in einer bestimmten Gruppe von Ganglienzellen, dem sog. automatischen Centrum, entstehen. Sie zeichnen sich dadurch aus, 1) dass sie unaufhörlich während des ganzen Lebens thätig sind (z. B. Herz- und Athembewegung); 2) dass sie vom Willen gar nicht oder nur äusserst geringfügig beeinflusst werden können; und 3) dass ihre Thätigkeit durch Reizung sensibler Nerven erhöht oder herabgesetzt werden kann.

Von den beiden Arten der automatischen Centren, dem rhythmisch automatischen und kontinuirlich automatischen, sind im Rückenmark der Säugethiere nur letztere vertreten. Solche sind:

1) Vasomotorische Centren, deren mehrere im Rückenmark vorhanden sein dürften (Schiff, Vulpian, Goltz), aber nur die Lage des Centrums für die hinteren Extremitäten ist bisher genauer bestimmt worden. Dasselbe befindet sich nach Ostroumoff im oberen Theile des Lenden- und unteren Theile des Brustmarkes. Von demselben gehen tonische, d. h. kontinuirliche Erregungen mittlerer Stärke aus, welche die Gefässe dauernd in einem mässigen Kontraktionszustande erhalten. Man nennt diese kontinuirlichen Erregungen den Tonus des vasomotorischen Centrums. Ob das vasomotorische Centrum im Rückenmark in der That stets in Thätigkeit ist und in welcher Weise es mit dem grossen vasomotorischen Centrum in der Med. oblongata (s. unten) in Verbindung steht, lässt sich vor der Hand nicht nachweisen. Bisher konnte seine Thätigkeit nur dann beobachtet werden, wenn das Rückenmark vom verlängerten Marke getrennt war. Die auf diese Trennung folgende Erweiterung der Gefässe, auch der hinteren Extremitäten ist nämlich keine dauernde, sondern verschwindet nach einigen Tagen (Goltz); die Gefässe erhalten wieder ihre normale Weite und werden erst dauernd erweitert, wenn das Rückenmark zerstört wird. (Auch Strychnin bewirkt eine Verengerung der Gefässe unterhalb der Durchschnittsstelle des Rückenmarks.)

2) Tonus glatter Muskeln. Die tonische Erregung, in welcher sich der Dilatator pupillae befindet, geht vom Centrum cilio-spinale aus, das nach Budge in der Gegend der untersten Hals- und obersten Brustwirbel liegt.

3) Schwitzcentrum, welches nach Luchsinger in derselben Gegend des Rückenmarks gelegen ist, in welcher sich das vasomotorische Centrum befindet; es unterhält die Schweisssekretion in den Schweissdrüsen der hinteren Extremitäten, wie besonders für Katzen nachgewiesen ist.

4) Tonus quergestreifter Muskeln, der darin bestehen soll, dass vom Rückenmark aus eine geringe stetige Erregung auf sämmtliche quergestreifte Muskeln ausgeht, durch welche dieselben in einem geringen Grade von Spannung erhalten werden. Wird indess der N. ischiadicus eines frei aufgehängten Frosches durchschnitten, so tritt trotzdem keine Verlängerung des operirten Beines ein (Auerbach, Heidenhain u. A.), so dass ein automatischer Muskeltonus nicht vorhanden sein kann. Nach der Durchschneidung der hinteren (sensiblen) Rückenmarkswurzel erfolgt sofort eine geringe Verlängerung des Beins (Brondgeest), die den Muskeltonus als Reflexakt erscheinen lässt. Vielleicht sind es dieselben Nerveneinrichtungen, welche bei den Sehnenreflexen erwähnt worden sind, deren geringere Erregung Ursache des Muskeltonus ist.

5) Rhythmisch automatische Centren finden sich im Rückenmark für die Lymphherzen der Amphibien, der Reptilien und das Caudalherz des Aales (s. S.177). Die rhythmischen Bewegungen, welche sie ausführen, werden vom Rückenmark aus unterhalten; nach der Zerstörung desselben hören die Pulsationen auf (VOLKMANN). Das Centrum für die vorderen Lymphherzen des Frosches liegt in der Höhe des zweiten Brustwirbels, das für die hinteren Lymphherzen in der Höhe des neunten Brustwirbels (VOLKMANN, HEIDENHAIN).

Dasselbe Verhalten zeigt das Caudalherz des Aales (ECKHARD).

Seelenthätigkeit. Dem Rückenmark Seelenthätigkeit zuzuschreiben ist man berechtigt, wenn sich nachweisen lässt, dass ein enthauptetes Individuum, dessen nervöses Centralorgan allein nur das Rückenmark bildet, einen Willen und bewusste Empfindung besitzt, sodass es einerseits willkürlich ohne äusseren Antrieb Bewegungen ausführt und andrerseits durch die Reizung eines sensiblen Nerven die Empfindung von Schmerz erhält.

Die ausgedehntesten Untersuchungen hierüber sind von FLOURENS namentlich an Tauben angestellt worden, bei denen er nach der Exstirpation des Grosshirns jede willkürliche Bewegung ausbleiben sah. Er schloss aus seinen zahlreichen Versuchen, dass Wille und Empfindung dem Rückenmark nicht eigen seien.

Wenn man einem Frosch den Kopf abschneidet und ihn auf den Tisch legt, so zieht er die Beine an den Leib und nimmt die Stellung eines vollkommen normalen Frosches ein. Aber dieser enthauptete Frosch macht niemals selbstständig, aus freiem Willen eine Bewegung, dagegen eine Reihe von höchst zweckmässigen Bewegungen, wenn er gereizt wird. Betupft man nämlich den einen Schenkel mit einer starken Säure, so versucht er durch eine Wischbewegung mit dem Fuss derselben Seite den Reiz zu entfernen; schneidet man den Fuss dieses Schenkels ab, so macht er denselben Versuch mit dem Fusse der anderen Seite. Ein enthaupteter Aal wendet seinen Schwanz, dem man eine Flamme nähert, von derselben ab (E. PFLÜGER). (Dagegen hat TIEGEL jüngst bei Schlangen auch das Entgegengesetzte gesehen.) Auf Grund dieser und weiterer, ähnlicher Versuche kam PFLÜGER zu dem Schlusse, den niederen Wirbelthieren eine Rückenmarksseele zuzuschreiben. Indess lassen sich diese zweckmässigen Bewegungen der Kategorie jener geordneten Reflexbewegungen anreihen, deren Deutung oben gegeben worden ist. Demnach äussert das Rückenmark der niederen Wirbelthiere keine seelische Funktion; für die höheren Wirbelthiere ist es niemals behauptet worden. Beobachtungen, welche in pathologischen Fällen beim Menschen gemacht werden konnten, deuten mit aller Bestimmtheit an, dass das Rückenmark weder Willen noch Empfindung besitzt.

2. Das Rückenmark als Leitungsorgan.

Die Erregungen, welche die Hautoberfläche treffen, werden auf Nervenbahnen geleitet, die ins Rückenmark eintreten, um dort entweder eine Reflexbewegung auszulösen oder durch die Länge des Rückenmarkes hindurch ins Gehirn aufzusteigen und lokalisirte oder allgemeine Empfindungen (Tast-, Wärme-, Schmerzensempfindung) hervorzurufen. Andrerseits treten vom Gehirn aus Fasern durch das Rückenmark, welche die Impulse für die willkürlichen Bewegungen leiten. Die letzteren können entweder einen einzelnen Muskel oder eine zusammengehörige Muskelgruppe innerviren, worauf gewisse geordnete sog. „koordinirte“ Bewegungen erfolgen, die den geordneten Reflexbewegungen vollkommen gleichen und ihre Entstehung der Erregung derselben Gangliengruppen verdanken, mit dem Unterschiede, dass sie in diesem Falle durch Nervenfasern erregt werden, die vom Gehirn herabsteigen, während sie in dem obigen Falle durch eine centripetale Erregung zur Thätigkeit veranlasst worden sind. Die centrifugale Nervenfaser tritt jedenfalls durch eine oder mehrere Ganglien und verlässt erst dann durch die vordere Wurzel das Rückenmark.

Um die Bahnen zu ermitteln, auf welchen die Impulse im Rückenmark geleitet werden, bedient man sich 1) der anatomischen Untersuchung: man verfolgt die Rückenmarkswurzeln in das Rückenmark hinein und 2) der physiologischen Untersuchung, indem man partielle Durchschneidungen des Rückenmarkes ausführt und die eintretenden Lähmungserscheinungen beobachtet. Die anatomische und physiologische Untersuchung wird endlich durch die pathologisch-anatomische Untersuchung ergänzt.

Die anatomische Untersuchung hat folgendes ermittelt (J. Gerlach[1]): 1) Die vorderen Rückenmarkswurzeln treten, nachdem sie die weisse Substanz schräg und ohne mit derselben eine Verbindung eingegangen zu sein, durchsetzt haben, direkt in die Nervenzellen der Vorderhörner der grauen Substanz ein, die demnach die Ursprungsstellen der vorderen Rückenmarkswurzeln darstellen. Die Protoplasmafortsätze der Nervenzellen, die das feine Nervenfasernetz der grauen Substanz bilden, entwickeln weiterhin breitere Nervenfasern, welche die graue Substanz auf zwei verschiedenen Wegen verlassen, um in die weisse Substanz einzutreten. Man unterscheidet diese beiden Nervenfaserzüge als mediale und laterale, von denen a) die medialen sofort in die weisse Kommissur eintreten, wo sie sich mit denen von der anderen Seite kreuzen, um weiterhin in dem Vorderstrang der entgegengesetzten Rückenmarkshälfte nach oben aufzusteigen; b) die lateralen gehen in die Seitenstränge über, in denen sie nach oben aufsteigen, um sich erst in der Pyramidenkreuzung des verlängerten Marks (s. unten) zu kreuzen. 2) Die hinteren Wurzeln treten in horizontaler Richtung durch die weisse Substanz in die graue ein, ohne aber direkt in den Zellen der Hinterhörner zu enden, vielmehr

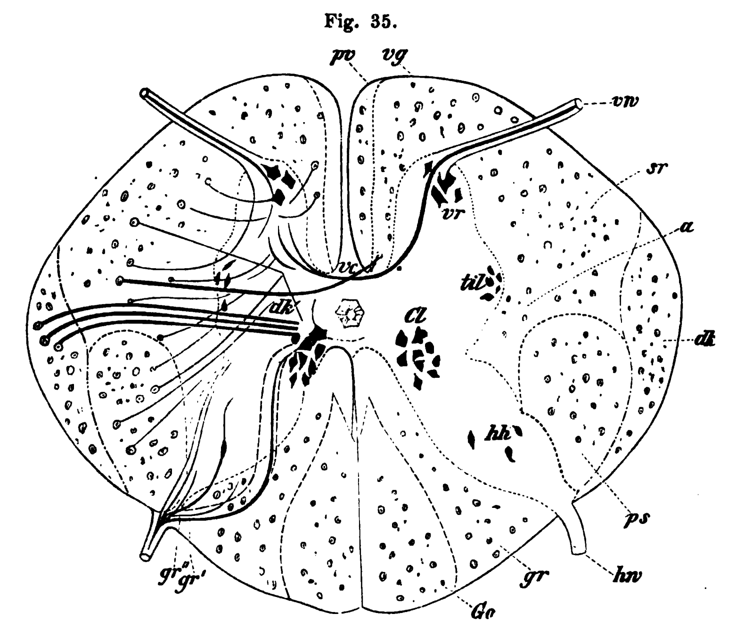
[1] J. Gerlach. Das Rückenmark. Stricker's Handbuch der Gewebelehre. Bd. II. 1872.

geht ein Theil in das graue Fasernetz über, während ein anderer Theil nach vorn gelangt und auf diesem Wege unter stetiger Theilung fortwährend Fasern an das graue Fasernetz abgiebt. Dieses Fasernetz, in das da und dort Nervenzellen eingeschaltet sind und das mit dem Fasernetz der Vorderhörner in kontinuirlicher Verbindung steht, giebt Fasern ab, die in der grauen Substanz vor und hinter dem Centralkanal die Mittellinie überschreiten, um sich dann rückwärts zu wenden und theils in den Hinterhörnern, theils in den Hintersträngen aufwärts zu steigen.

Nach früheren Angaben sollen die hinteren Wurzeln in gleicher Weise, wie die vorderen sofort in die Zellen der Hinterhörner übergehen.

Einen sehr wesentlichen Fortschritt in der Kenntniss des Centralnervensystems, namentlich des Rückenmarkes, verdankt man der Untersuchung von P. Flechsig,[1]

Fig. 35.



Querschnitt durch das Dorsalmark nach Flechsig.

die er nach einer neuen Methode ausgeführt hat. Diese Methode basirt auf der Erkenntniss, dass zu verschiedenen Systemen gehörige Nervenfasern des Nervensystemes innerhalb der foetalen Entwicklung zu verschiedenen Zeiten ihr Mark erhalten, sodass man die zu einem System gehörigen Fasern auf diese Weise durch Untersuchung immer älterer Embryonen auffinden kann. Auf diese Weise konnte Flechsig folgende Verbindungen ermitteln (s. Fig. 35: Querschnitt durch das Dorsalmark; die fein punktirte Schmetterlingszeichnung in der Mitte giebt die Konturen der grauen Substanz an): I. Im Bezirk der Vorder-Seitenstränge: a) die Pyramidenbahnen *pv* und *ps* sind Verbindungsbahnen zwischen der grauen

[1] P. Flechsig. Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen etc. 1876.

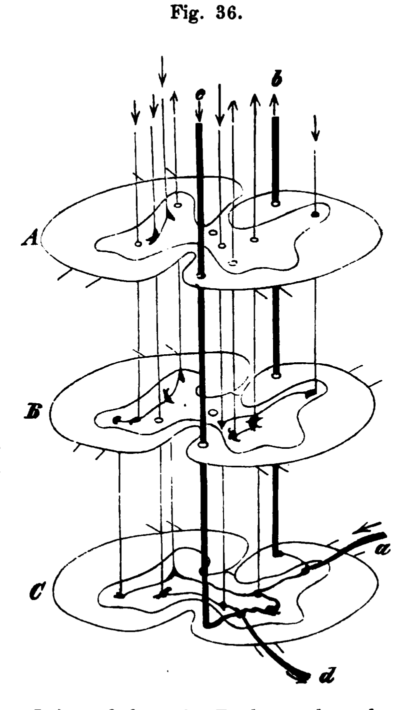
Substanz des Rückenmarkes und den Centralwindungen der Grosshirnrinde; b) direkte Kleinhirn-Seitenstrangbahnen *d k*, sie verbinden die graue Rückenmarksubstanz (CLARKE'sche Säulen?) mit dem Kleinhirn; c) der Rest der Vorder- und Seitenstränge sollen die Bahn für die reflektorischen Centren zwischen Rückenmark und Oblongata darstellen, sowie Fasern, welche die direkte Fortsetzung der vorderen Rückenmarkswurzeln bilden und nach und nach in die graue Substanz eintreten. II. Im Bezirk der Hinterstränge: a) die GOLL'schen Stränge *Go*, Verbindungen von hinteren Wurzeln mit den grauen Kernen der zarten Stränge in der Oblongata; b) die Grundbündel *gr*, Verbindungen zwischen hinteren Wurzeln und grauer Substanz, resp. zwischen diesen Theilen und der Oblongata.

Die Resultate der Durchschneidungsversuche, von LONGET, BROWN-SÉQUARD, SCHIFF u. A. ausgeführt, sind folgende: 1) In den weissen Hintersträngen werden die Sinnesempfindungen der Haut, das Tast-, Temperatur- und Muskelgefühl geleitet; ihre isolirte Durchschneidung führt zur Empfindungslosigkeit für diese Eindrücke in der Gegend unterhalb der Durchschneidungsstelle (Anaesthesie). Indess bezieht sich diese Angabe nur auf den Hals- und Brusttheil, denn in den Hintersträngen des Lendentheiles werden nur die Tasteindrücke für die Beckenorgane, die Geschlechts- und Aftergegend geleitet, während die Tasteindrücke für die Haut der Hinterextremitäten, ebenso wie die motorischen Impulse in den Seitensträngen des Lendenmarkes verlaufen (SANDERS, SCHIFF). Dasselbe lehren auch Versuche von WOROSCHILOFF, in denen Störungen der Sensibilität und Motilität in den Hinterextremitäten nach Zerstörung der Seitenstränge des Lendenmarkes beobachtet wurden, aber nicht nach Zerstörung der ganzen mittleren Partie des Lendenmarkes. Wird nur ein Theil der Hinterstränge durchschnitten, so bleibt ein entsprechender Theil der Haut ohne Hautsinnesempfindungen, so dass der Sinneseindruck von einer bestimmten Hautstelle nur durch eine bestimmte Faser zum Gehirn aufsteigt. 2) In der grauen Substanz werden geleitet a) die Schmerzensempfindungen und zwar durch ihre ganze Breite hindurch, sodass unterhalb der Durchschneidungsstelle noch Schmerzen erzeugt werden können, wenn nur eine kleine Brücke von grauer Substanz an der Durchschneidungsstelle stehen geblieben ist. Für diesen letzteren Fall soll nach SCHIFF die Leitung nur verlangsamt sein. Totale Unempfindlichkeit tritt erst nach vollständiger Durchschneidung der grauen Substanz ein. Es geht daraus hervor, dass die sensiblen Eindrücke auf vielen Bahnen in der grauen Substanz zum Gehirn geleitet werden können. Sind die Hinterstränge unversehrt, so tritt ein sehr interessanter Zustand auf, „Analgesie" genannt, der darin besteht, dass zwar die Sinnesempfindungen, aber nicht die Schmerzensempfindungen, welche durch Hautreizung hervorgerufen werden, zum Bewusstsein kommen. Dieser Zustand kommt nicht selten beim Erwachen aus der Chloroformnarkose zur Beobachtung: der Patient fühlt vohl den Druck des schneidenden Instrumentes, empfindet aber noch keinen Schmerz. (Die Zerstörung der Hinterstränge ist von tiefen Störungen der Muskelbewegungen begleitet, Tabes dorsualis, indem die Patienten zwar ihre Muskeln willkürlich bewegen können, aber einen äusserst unsicheren und schwankenden Gang haben, weil ihnen eben Tast- und Muskelgefühl fehlt.) b) Die reflektorischen Bewegungen, sodass nach der totalen Durchschneidung der grauen Substanz trotz der stärksten sensiblen Reize Muskeln, deren Nerven auf der durch den Schnitt von der Reizstelle getrennten Körperhälfte liegen, nicht in reflektorische Bewegung werden gerathen können. (Eine Ausnahme hiervon könnte nur eintreten, wenn, wie SCHIFF angiebt und die anatomische Untersuchung andeutet, die sensiblen Nerven nicht direkt in die Ganglien der Hinterhörner der grauen Substanz eintreten, sondern

erst eine kürzere oder längere Strecke in den Hintersträngen verlaufen und sich erst dann in die Ganglien einsenken.) 3) In den weissen Vorder- und Seitensträngen werden die motorischen Impulse, die vom Gehirn zu den motorischen Nerven gehen, geleitet. Da aber nach der Durchschneidung der Vorder- und Seitenstränge die Lähmung wieder einer vollen Bewegungsfähigkeit weicht (Schiff), so müssen auch in der grauen Substanz Bewegungsimpulse geleitet werden können. Die Leitungsbahnen der einen Seite treten nicht in die andere über, bleiben also ungekreuzt. 4) In den Seitensträngen steigen ferner die Athemnerven und Gefässnerven herab, ohne in Rückenmarksganglien einzutreten. Ausserdem befinden sich in den Seitensträngen noch die Bahnen für die reflektorische Erregung des Gefässnervencentrums; diese letzteren Bahnen erfahren eine unvollkommene Kreuzung (Ludwig und Miescher).

Zur Ergänzung über die Leitungsbahnen dienen noch folgende Versuche: 1) Einseitige Durchschneidung des Rückenmarkes verursacht Hyperästhesie der operirten Seite unterhalb des Schnittes, die gegen drei Wochen anhalten kann, bis sie dann normal oder subnormal wird; die entgegengesetzte Seite zeigt eine bedeutende Herabsetzung der Empfindlichkeit, welche längere Zeit anhält. 2) Durchschneidung beider Markhälften in verschiedener Höhe führt zunächst zu einer geringen Herabsetzung der Empfindlichkeit, die aber bald wieder verschwindet und dem normalen Verhalten Platz macht. 3) Nach Längstheilung des Rückenmarkes und des verlängerten Markes treten beim enthaupteten Thiere auf Reizung der Haut nur einseitige Reflexe auf (Schiff).

Fig. 36.



Leitungsbahnen im Rückenmark nach Ad. Fick.

Anatomische und physiologische Ermittelungen decken sich nicht, können sich aber gegenseitig ergänzen. Auf diese Weise konstruirt man die Leitungsbahnen im Rückenmark, wie sie in Fig. 36 schematisch wiedergegeben sind. *A*, *B* und *C* sind drei undurchsichtig gedachte Querschnitte des Rückenmarks mit den Rückenmarkswurzeln. Die inneren Konturen geben die Ausdehnung der grauen Substanz an, in welche die Ganglienzellen als schwarze Punkte eingezeichnet sind. In die unterste Querschicht *C* tritt eine sensible Nervenfaser *a* (Richtung des Pfeiles) und zwar in eine Ganglienzelle des Hinterhornes ein, von der zunächst ein kurzer Ausläufer in den weissen Hinterstrang biegt, um hier direkt zum Hirn aufzusteigen (der dicke schwarze, mit *b* bezeichnete und mit einem nach aufwärts gerichteten Pfeile versehene

Strich). Dieser Weg wird betreten, wenn die durch *a* in's Rückenmark eintretende centripetale Erregung eben ausreicht, um den Widerstand der einen Ganglienzelle zu überwinden. Die Impulse, die hier geleitet werden, sind die Sinnesempfindungen der Haut. Ist die centripetale Erregung so stark, dass sie den Widerstand einer Anzahl von Ganglienzellen zu überwinden vermag, die mit jener ersten Ganglienzelle in Verbindung stehen, so pflanzt sie sich auf vielen Wegen (die feinen schwarzen Striche mit aufwärts gerichteten Pfeilen, die oberhalb *A* enden) zum Gehirn fort. Auf dieser Bahn werden die Schmerzempfindungen geleitet. Es ist hierbei deutlich, dass partielle Durchschneidungen der grauen Substanz in *B* oder *A* immer noch Wege übrig lassen, um Erregungen von *a* aus zum Gehirn führen zu können. Die mit *a* verbundene Ganglienzelle steht aber auch zu einer im Vorderhorn gelegenen Ganglienzelle in Beziehung, von der die motorische Faser *d* ausgeht. Wird dieser Weg von dem Reize betreten, so tritt die Reflexaktion ein. Die Ganglienzelle, welche mit der motorischen Faser *d* verknüpft ist, steht auch mit dem Gehirn derart in Verbindung, dass ihr von demselben Erregungen zugeleitet werden auf einer Bahn, die im weissen Vorderstrang herunterkommt und durch den dicken schwarzen Strich *c* mit abwärts gerichtetem Pfeile angedeutet ist. Wird diese Bahn von der centrifugalen Erregung betreten, so kommt es zu willkürlichen koordinirten Bewegungen. Neben dieser einen Bahn führen noch eine Reihe von anderen Wegen durch die graue Substanz vom Gehirn (die feinen schwarzen mit abwärts gerichteten Pfeilen versehenen Striche) zu *d*; werden diese im Falle starker Erregungen betreten, so kommt es zu ungeordneten, weit verbreiteten Bewegungen, zu Krämpfen (die Bahnen für die Leitung der Reflexhemmungen sind im Interesse der Deutlichkeit der Figur fortgelassen).

II. Das verlängerte Mark.

Das verlängerte Mark bildet die Fortsetzung des Rückenmarkes zum Gehirn hin und enthält demnach die Elemente des Rückenmarkes, daneben aber treten in demselben neue Elemente auf, welche das Verhältniss der weissen und grauen Substanz zu einander verschoben und dem verlängerten Marke eine von dem Rückenmarke verschiedene Konfiguration der Theile gegeben haben. Von physiologischer Seite beansprucht das verlängerte Mark in Bezug auf die Existenz des Individuums eine hervorragende Wichtigkeit, durch welche es das Rückenmark und selbst das Gehirn übertrifft, denn in ihm liegen Elemente, deren Zerstörung unabweislich sofortigen Tod herbeiführt, während Rückenmark (mit Ausnahme des Halstheiles, in dem die Athemnerven verlaufen) und Gehirn für den Bestand des Lebens eine Zeit lang durchaus entbehrt werden können. —

1. Das verlängerte Mark als Centralorgan.

Reflexe. In dem verlängerten Marke liegen wie im Rückenmarke Centren, die auf dem Wege der in sie ein- und austretenden Nerven geordnete Reflexbewegungen auszulösen vermögen, von denen einige besondere Wichtigkeit beanspruchen. Es sind dies:

1) Das Centrum für die Kaubewegungen; die centripetale Bahn bilden Nervenfasern vom zweiten und dritten Aste des N. trigeminus, sowie vom N. glossopharyngeus; die centrifugale Bahn: die motorischen Aeste des N. trigeminus, welche zu den Kaumuskeln gehen. Das Centrum verlegt man in das verlängerte Mark, weil gewisse Reizungszustände, die auf die Oblongata hinweisen, auch von Krämpfen der Kaumuskeln begleitet sind.

Man bezeichnet die tonischen Krämpfe der Kaumuskeln als „Trismus“.

2) Das Centrum für den Schlingakt; die sensiblen Nervenausbreitungen in der Mund- und Schlundhöhle (Nn. trigeminus und vagus) bilden die centripetale Bahn, in den Nerven der Schlingmuskeln findet die centrifugale Leitung statt. Aus ähnlichen Gründen, wie oben, verlegt man das Centrum in das verlängerte Mark.

Beide Bewegungen beginnen willkürlich, um reflektorisch fortgesetzt zu werden.

3) Das Centrum für den Schluss der Augenlider; die Nn. infraorbitalis und lacrymalis vom ersten Trigeminusast leiten die Erregung zum Centrum, der N. zygomaticus des Gesichtsnerven die Impulse zu dem Muskel: M. orbicularis oculi; der Lidschluss erfolgt reflektorisch auf Reizung der Conjunctiva bulbi und der Wimperhaare der Augenlider und schützt den Augapfel vor Schädlichkeiten. Dasselbe vermag auch der Wille.

4) Das Centrum für das Niesen; die sensible Bahn bildet der N. nasalis anterior, die motorische Bahn die motorischen Nerven der Exspirationsmuskeln; der ganze Akt besteht in einer kräftigen reflektorischen Exspiration.

5) Das Centrum für das Husten; der N. laryngeus superior ist die sensible, der N. laryngeus inferior und die Exspirationsnerven die motorische Bahn.

Die beiden letzteren Reflexvorgänge, Niesen und Husten, bestehen in stossweise erfolgenden Exspirationen, die mit einem Schalle verbunden sind. Dieser kommt dadurch zu Stande, dass jedesmal ein Verschluss gesprengt wird und zwar beim Niesen der Verschluss zwischen Nasen- und Rachenhöhle, den das Gaumensegel bildet und beim Husten die geschlossene Stimmritze. Diese explosiven Stösse vermögen fremde Körper aus den Luftwegen herauszuschleudern, die den Reiz zu dem Reflexakt abzugeben pflegen.

Automatie. Das verlängerte Mark der Wirbelthiere besitzt ein rhythmisch automatisches und zwei kontinuirlich automatische Centren.

1) Das Athmungscentrum; Legallois und Flourens haben

im verlängerten Marke eine umschriebene Stelle ausfindig gemacht, deren Zerstörung bei Warmblütern augenblicklichen Tod zur Folge hat; Flourens nannte diesen Punkt den „point oder noeud vital“. Der Lebenspunkt liegt in der Spitze des Calamus scriptorius und ist das Centrum für die Athembewegungen, deren plötzlicher Stillstand auch die Ursache des sofort eintretenden Todes nach der Zerstörung des noeud vital bildet. Wie Longet gezeigt hat, ist diese Stelle keine so beschränkte, sondern liegt zu beiden Seiten der Mittellinie, sodass eine einseitige Zerstörung des Centrums auch nur die Athembewegungen der einen Seite stille stehen macht.

Das Centrum der Athembewegungen kann wesentlich durch drei Momente beeinflusst werden und zwar a) durch den Willen, b) durch den Gasgehalt des Blutes und c) durch Reizung centripetaler Nerven.

Die Athembewegungen können willkürlich beschleunigt oder verlangsamt werden, selbst bis zum Stillstand, der indess nur von geringer Dauer sein kann, weil die Aenderung des Gasgehaltes einen so starken Reiz auf das Centrum ausübt, dass derselbe die vom Willen ausgehende Hemmung durchbricht.

Am deutlichsten ist die Wirkung des Gasgehaltes des Blutes auf das Athemcentrum. Nach den Erfahrungen von Traube, Rosenthal und W. Müller ist es allein der Sauerstoffgehalt des Blutes, welcher die Grösse der Erregung des Athemcentrums bestimmt. Der Sauerstoffgehalt, wie ihn das arterielle Blut im normalen Zustande besitzt, ruft die normale Zahl von Athembewegungen hervor (Eupnoë); wird der Sauerstoffgehalt verringert, oder verschwindet der Sauerstoff fast ganz aus dem Blute (wie z. B. bei Hindernissen für den Luftzutritt, bei Unterbindung der vom Kopf kommenden Venen, bei Unterbindung der zum Kopf führenden Arterien: Anämie), so wird der Reiz erhöht, und die Anzahl der Athembewegungen nimmt zu (Dyspnoë). (Hält die ungenügende Sauerstoffzufuhr längere Zeit an, so nimmt die Athemzahl wieder ab, weil durch die anomale Ernährung des Markes, wie jedes anderen Gewebes, die Erregbarkeit herabgesetzt wird. Die gleiche Wirkung hat normales, überhitztes Blut: Wärmedyspnoë.) Wird der Sauerstoff des Blutes über die Norm gesteigert (künstliche Athmung), so hören die Athembewegungen eine Zeit lang vollständig auf (Apnoë), während alle übrigen Funktionen, namentlich Herzschlag u. a. ungestört weiter gehen.

Von den bezeichneten (centripetalen) Nerven hat der N. vagus den grössten Einfluss auf die Athembewegungen (s. S. 94). Weshalb die Athembewegungen rhythmisch sind, obgleich der Reiz (Sauerstoffmangel) stetig wirkt, erklärt man mit der allgemeinsten Annahme, nach welcher kontinuirlich wirkende Ursachen immer nur periodische Effekte hervorbringen, so, dass jener in den Ganglienzellen postulirte Leitungswiderstand

im Athemcentrum so bedeutend ist, dass eine Reihe von Erregungen sich summiren müssen, bevor der Reiz die Grösse erreicht hat, um jenen Widerstand zu überwinden. Auf diese Weise können trotz des stetigen Reizes doch rhythmische Bewegungen entstehen. Wie man sich den Einfluss vorstellen soll, welchen der N. vagus und seine Aeste auf jenes Centrum ausüben, lässt sich zur Zeit nicht sicher angeben (Rosenthal nimmt an, dass der N. vagus und der N. laryngeus superior im Sinne einer Verminderung oder Verstärkung jenes Widerstandes einwirken).

Nimmt der Sauerstoffmangel, also die Grösse des Reizes, noch weiter zu, so gerathen nicht allein die accessorischen Athemmuskeln, sondern nach und nach die gesammte Körpermuskulatur in Thätigkeit; es entstehen allgemeine Krämpfe (Kussmaul und Tenner), deren Entstehung man auf ein im vordersten Theile des verlängerten Markes gelegenes Krampfcentrum bezieht.

2) Das Gefässcentrum befindet sich an einer umschriebenen, nicht näher angegebenen Stelle am Boden der Rautengrube; dasselbe wird tonisch erregt und erhält die Gefässe durch Erregung ihrer Nerven in einem mittleren Kontraktionszustande. Der Tonus des Gefässcentrums wird durch den Gasgehalt des Blutes bestimmt und zwar ist hier wie beim Athmungscentrum der O-Gehalt des Blutes für die Stärke der tonisirenden Wirkung maassgebend. Der normale O-Gehalt des Blutes in der Med. oblongata bestimmt die mittlere Weite der Gefässe, welche sämmtlich, namentlich im Gebiete der kleinen Arterien, sich stark verengern, wenn der O-Gehalt des Blutes verringert wird, sodass z. B. dem Zustande der Erstickung eine allgemeine Blutdrucksteigerung vorhergeht.

Die gefässverengernden Nerven verlassen zum Theil auf cerebralen Bahnen das verlängerte Mark; der grösste Theil aber steigt im Rückenmark herunter, um auf spinalen und sympathischen Bahnen zu ihren Gefässen zu gelangen. Die Durchschneidung des Rückenmarkes, namentlich des Halsmarkes, wird daher ein grosses Gefässgebiet dem nervösen Einflusse entziehen, was sehr deutlich an dem tiefen Stande des Blutdruckes zu beobachten ist (Ludwig und Thiry). Ein grosser Theil des Blutes sammelt sich namentlich in den Unterleibsorganen an und die Anämie des Gehirns führt durch Vagusreizung zu einer Herabsetzung der Pulsfrequenz. Endlich erfährt das Thier eine starke Abkühlung durch die vermehrte Wärmeabgabe von Seiten der erweiterten Hautgefässe.

Dasselbe Centrum kann aber auch reflektorisch in Thätigkeit versetzt werden, in welchem Falle Veränderungen in der Blutfülle solcher Organe auftreten, die mit dem gereizten Nerven in keiner direkten Beziehung stehen. Solche Reflexe, welche man als Gefässreflexe bezeichnet, treten auf nach Reizung sensibler Nerven, nach Reizung von Muskel- und sympathischen Nerven, sowie endlich nach Reizung gewisser Stellen des Centralnervensystems. Die Erregung sensibler Nerven ruft meistentheils Verengerung, in einigen Fällen aber auch Erweiterung der Blutgefässe hervor (einen solchen Fall bietet die Erweiterung der Ohrgefässe auf Reizung des centralen N. auricularis oder des N. infraorbitalis [Lovén];

ferner die Erweiterung der Gefässe der Ruthe des Hundes, wenn man die Oberfläche der Eichel sanft reibt [ECKHARD]). Von Einfluss auf den Effekt ist auch die Art der Reizung: während elektrische und chemische Reizung der Haut häufig ohne Erfolg auf die Gefässweite ist, genügt das leichte Anblasen einer Hautstelle, um Gefässverengerung resp. Drucksteigerung zu bewirken (GRÜTZNER und HEIDENHAIN). Die Wirkung der Muskelnerven auf Gefässreflexe besteht darin, dass Reizung der centralen Stümpfe der Muskeläste des N. ischiadicus Blutdrucksteigerung verursacht (ASP). Unter den sympathischen Nerven ist es besonders die Reizung des centralen Endes vom N. splanchnicus, welche bedeutende Blutdrucksteigerung zur Folge hat. Gefässreflexe, vom Gehirn aus vermittelt, rufen, wie allgemein bekannt, Erröthen oder Erblassen vor Freude oder Schreck hervor. Ferner hat man beobachtet, dass auf Zerstörung gewisser Partien in der Grosshirnrinde des Hundes Gefässerweiterungen in den kontralateralen Extremitäten gefolgt sind (EULENBURG und LANDOIS). Endlich verursacht die Reizung des N. depressor eine allgemeine Gefässerweiterung und Blutdruckherabsetzung (s. S. 67).

Wie oben (S. 67) erwähnt, sind neben dem Centrum in der Med. oblongata auch im Rückenmarke Gefässcentren vorhanden, welche ebenfalls auf reflektorischer Bahn erregt werden können (spinale Gefässreflexe).

Ob man die spinalen Gefässcentren in ständiger Abhängigkeit von dem cerebralen Gefässcentrum zu denken hat, ist vorläufig nicht zu entscheiden, so wenig wie die Frage, ob der N. depressor lähmend auf das Centrum der gefässverengernden Nerven wirkt oder erregend auf ein Centrum, in welchem die gefässerweiternden Nerven zusammenfliessen.

3) Das Herzhemmungscentrum; von ihm aus kann in der Bahn des N. vagus nach der Entdeckung von ED. WEBER die Herzthätigkeit gehemmt werden. Das Centrum übt einen Tonus aus, der bei verschiedenen Thieren verschieden gross ist und durch verschiedene Momente verändert werden kann (s. S. 52).

Nach Versuchen von v. BEZOLD genügt eine rhythmische Reizung des peripheren Vagusstumpfes, um die Hemmung auf das Herz hervorzurufen. BERNSTEIN sah nach Durchschneidung jener sympathischen Nerven den Tonus dieses Centrums völlig aufhören. Aus der ersten Beobachtung hatte man geschlossen, dass das Vaguscentrum ein rhythmisch-automatisches Centrum wäre, nach der letzteren Beobachtung würde es überhaupt kein automatisches, sondern ein reflektorisches Centrum sein.

4) Das Diabetescentrum (s. S. 186).

CL. BERNARD hat angegeben, dass Verwundung einer begrenzten Stelle unterhalb des Diabetescentrums Polyurie ohne Zuckerausscheidung bewirke, ähnlich einer Krankheitsform, die als Diabetes insipidus bezeichnet wird.

Seelenthätigkeit entwickelt das verlängerte Mark so wenig, wie das Rückenmark.

2. Die Leitung im verlängerten Marke.

Das verlängerte Mark bildet die Fortsetzung des Rückenmarkes zum Gehirn hin und enthält demnach Fortsetzungen einzelner Rückenmarkstheile, daneben aber neu eingetretene Elemente. Zunächst verändert sich beim Uebergange in das verlängerte Mark die bisherige Konfiguration der Theile in der Weise, dass die graue Substanz nicht mehr von dem Markmantel (der weissen Substanz) eingeschlossen ist, sondern sich, indem gleichzeitig der Centralkanal in den vierten Hirnventrikel nach hinten sich öffnet, flächenhaft ausbreitet und offen daliegt: die den Vorderhörnern entsprechende Masse grauer Substanz ist mehr nach innen gedrängt und zum Theil in diskrete graue Massen getrennt, von der Masse der grauen Hinterhörner seitlich umgeben. Die weissen Hinterstränge des Rückenmarkes gehen zum Theil durch die Fasciculi graciles und cuneati und durch die Pedunculi cerebelli zum Kleinhirn, ein anderer Theil durch die Pedunculi cerebri zum Gehirn. Die Vorder- und Seitenstränge gehen theils durch die Pyramiden und die Pedunculi cerebri zum Mittel- und Grosshirn, theils durch die Corpora restiformia und die Pedunculi cerebelli zum Kleinhirn. Am unteren Ende der Pyramiden findet eine Kreuzung der Pyramiden-Seitenstrangbahnen statt; deren Folgen s. unten.

Neue Elemente des verlängerten Markes sind die Corpora restiformia, die Fasciculi graciles und cuneati, die grösstentheils aus dem Kleinhirn stammen; ebenso die Oliven, deren graue Substanz mit den Nervenkernen (s. oben) vielfache Verbindungen eingeht. Endlich enthält das verlängerte Mark zahlreiche Querfasern, die beide Markhälften sehr innig verbinden, sodass die von hier ausgehenden Bewegungen, z. B. Athembewegungen, auf beiden Seiten des Körpers gleichzeitig mit gleicher Kraft erfolgen.

III. Das Gehirn.

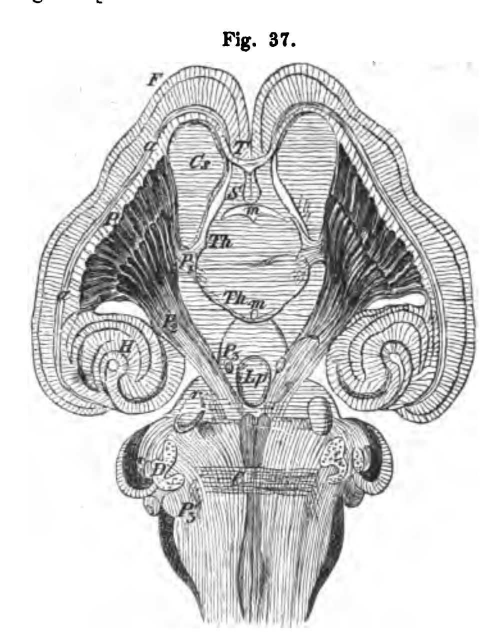
Das verlängerte Mark setzt sich nach oben in das Gehirn fort, das man in drei Theile, die Grosshirnlappen, das Mittelhirn und das Kleinhirn eintheilen kann. Das Gehirn ist der höchst entwickelte Theil des Centralnervensystems und dieser hohen Entwicklung entspricht auch die Komplizirtheit seines Baues. Es ist ebenfalls Central- und Leitungsorgan, aber die beiden Funktionen lassen sich hier weniger auseinanderhalten und sollen deshalb gemeinschaftlich betrachtet werden.

Bau des Gehirns.[1] Um den Plan zu verstehen, nach welchem der Bau des Gehirns ausgeführt ist, muss hier das Spinalmark nochmals in Betracht gezogen werden.

1 Th. Meynert. Das Gehirn der Säugethiere. Stricker's Handbuch der Gewebelehre. Bd. II. 1872.

Die Ganglienzellen des Centralnervensystems bilden 4 Kategorien von grauer Substanz: 1) die Grosshirnrinde, 2) die sog. Hirnganglien (das Gangliengrau; Vierhügel, Sehhügel u. s. w.), 3) das Kleinhirngrau und 4) das centrale Höhlengrau, d. i. die graue Substanz, die den bleibenden Ausdruck der embryonalen Anlage des Gehirns darstellt und vom Tuber cinereum bis zum Conus medullaris des Rückenmarkes die Innenfläche des Centralorganes ausmacht (in Fig. 37 [horizontaler Durchschnitt durch das Gehirn einer Fledermaus] bezeichnet *F* die Grosshirnrinde, *Cs*, *Th* u. s. w. die Hirnganglien, *H* das Kleinhirngrau; das centrale Höhlengrau lässt sich im Zusammenhang nicht darstellen).

Fig. 37.



Horizontaler Durchschnitt durch das Gehirn einer Fledermaus.

Von der gesammten Grosshirnrinde strahlt nun ein Fasersystem aus, das in konvergenter Richtung auf das Hinterhauptloch gerichtet in das centrale Höhlengrau übergeht, um, nachdem dieses letztere durchsetzt ist, in divergenter Richtung als peripheres Nervensystem an die Körperoberfläche zu gelangen. Da die Vorgänge des Bewusstseins in der Grosshirnrinde zu Stande kommen (wie unten bewiesen werden wird) und zwar hervorgerufen durch die von der Aussenwelt kommenden, auf die Hautoberfläche wirkenden Einflüsse und vermittelt durch jenes Fasersystem, so verdient dasselbe den Namen eines Projektionssystemes, in dem gleichzeitig die Grosshirnrinde die Projektionsfläche und die Aussenwelt das Projizirte darstellt. Dieses Projektionssystem (Fig. 37) P_1 P_2 P_3 ist mehreremals durch graue Massen unterbrochen, wodurch es in mehrere Glieder zerfällt. Das erste oder innere Glied P_1 reicht von der Grosshirnrinde bis zum Gangliengrau (wo es sich in so viele besondere Massen theilt, als besondere graue Herde des Gangliengrau vorhanden sind), das zweite oder mittlere Glied P_2 reicht vom Gangliengrau bis zum centralen Höhlengrau, und das dritte oder äussere Glied bilden die aus dem centralen Höhlengrau entspringenden peripheren Nerven. Innerhalb des inneren Projektionsgliedes sind noch 3 Faserarten vorhanden, die für die Verbindung der einzelnen Punkte der Rindenfläche der einen Seite, der beiden Seiten und der des Kleinhirns mit dem Grosshirn sorgen, nämlich 1) Fasern, welche die einzelnen Punkte derselben Rindenseite mit einander verbinden *aa* (Associationsbündel), 2) Fasern, welche die identischen Rindengebiete beider Rindenseiten verbinden *T* (Balkenbündel), und 3) Fasern, welche die Grosshirnrinde mit der Kleinhirnrinde verbinden und sich im Bindearm zu einer besonderen, in der Brückenregion oberflächlich gelegenen Formation sammeln.

Die Methode, nach welcher die Untersuchung der Funktion des Ge-

hirns und einzelner Theile desselben ausgeführt wird, ist die, dass die Störungen beobachtet werden, die in Folge von Abtragungen von Hirnpartien auftreten; ausserdem sollen die Sektionsbefunde an Leichen mit den Erscheinungen während des Lebens in den entsprechenden pathologischen Fällen verglichen werden.

1. Das Mittelhirn.

Nach Abtragung der Grosshirnlappen (Hund, Taube, Frosch und Fisch) hört jede spontane Bewegung auf. Doch werden von Säugethieren regelmässige und koordinirte Bewegungen ausgeführt, sobald die Thiere angestossen werden; sie laufen ganz normal und setzen diese Bewegungen sogar eine Zeit lang regelmässig fort. Indess bemerkt man gegen normale Thiere einen deutlichen Unterschied, der darin besteht, dass jene beim Betreten eines glatten Bodens häufig ausgleiten, sowie beim Steigen einer Treppe leicht herunterstürzen und sonst ungewohnte Lagerungen ihrer Gliedmaassen unbeanstandet dulden. Die Sensibilität der Haut ist herabgesetzt (Goltz, Munk). Andererseits stossen sie gegen alle auf ihrem Wege stehenden Objekte an, erscheinen demnach vollkommen blind (obgleich die Pupille auf Lichtreiz sich verengert wie beim normalen Thiere), ebenso vollkommen taub und ohne Geruchsvermögen (Munk; nach Goltz sind diese Qualitäten, wie die Empfindungen der Haut allerdings stark reduzirt, aber nicht vollkommen vernichtet).

Sämmtliche vegetative Funktionen sind unversehrt, nur müssen die Thiere gefüttert werden, weil sie selbstständig kein Futter nehmen.

Anders verhalten sich in vieler Beziehung die Individuen der übrigen Wirbelthierklassen. Ein enthirntes Huhn schreitet ganz sicher einher, stösst nicht an gegen Objekte, die auf seinem Wege stehen und weiss auf der Stange seines Käfigs sehr gut sein Gleichgewicht zu behaupten; ebenso wenn man es auf der Hand balanciren lässt. Wirft man es in die Luft, so breitet es sogleich die Flügel aus und erreicht in vollständig normalem Fluge den Boden. Auch das Gehörvermögen scheint erhalten; über sein Geruchs- und Geschmacksvermögen lässt sich nichts aussagen (Rolando, Flourens). Das Betragen von enthirnten Fröschen ist noch viel auffallender: ein Hinderniss, das man ihnen in den Weg setzt, wird entweder umgangen oder übersprungen, wenn es nicht zu hoch ist; in's Wasser gesetzt suchen sie gleich den Ort, wo sie an's Land springen können. Sie hüpfen und schwimmen wie normale Frösche, steigen mit grösster Geschicklichkeit eine schiefe Ebene hinauf und übersteigen gewandt die hohe Kante (Goltz). Endlich lassen sie regelmässig ihr Quaken ertönen, wenn man mit dem Finger die Haut ihres Rückens streicht (Goltz' Quakversuch). Auch enthirnte Fische schwimmen wie ihre unversehrten Genossen, nichts zeigt ihre Verstümmelung an, als eine maschinenförmige Regelmässigkeit ihrer Bewegungen und selbst in den Weg gesetzten Hindernissen sollen sie ausweichen können (Baudelot).

Aus diesen Beobachtungen folgt, dass des Grosshirns beraubte Thiere noch ausserordentlich komplizirte und höchst zweckmässige Bewegungen ausführen, welche von sog. bewussten Handlungen nicht zu unterscheiden sind. Der Centralpunkt für diese Bewegungen muss offenbar im Mittelhirn liegen, dessen Zerstörung auch jenen koordinirten Bewegungen ein Ende macht: es bleiben danach nur die einfachen Reflexbewegungen des Rückenmarkes übrig.

Was die Deutung dieser regelmässigen Bewegungen nach Entfernung der Grosshirnlappen betrifft, so sind dieselben als Reflexbewegungen höherer Art, zweiter Ordnung aufzufassen und die Möglichkeit zu denselben ist dadurch gegeben, dass dem Mittelhirn Erregungen nicht allein von den eigentlich sensiblen Nerven, sondern auch von sämmtlichen Sinnesnerven zufliessen.

Ueber die Funktion der einzelnen Hirnganglien des Mittelhirns ist folgendes bekannt. Nach Ausrottung beider Streifenhügel (und vorausgegangener Abtragung des Grosshirns) bleibt das Thier zunächst vollkommen ruhig, geräth aber sofort in Bewegung, wenn es gereizt wird, um allmälig schnell und schneller so lange vorwärts zu springen, bis es auf ein Hinderniss stösst (Schiff). Sticht man an einer bestimmten Stelle der Streifenhügel bis zu einer gewissen Tiefe eine Nadel ein, so beginnt das Thier (Kaninchen) plötzlich nach vorn zu laufen, bis es ganz erschöpft zusammensinkt. Nothnagel nennt diese Stelle den „Nodus cursorius“. Was die Sehhügel anbetrifft, so scheint es nach sämmtlichen Erfahrungen, dass dieselben zu dem Sehakt in näherer Beziehung stehen, denn sowohl nach ihrer Zerstörung, wie nach pathologischen Veränderungen derselben sind auch Störungen im Gesichtssinne beobachtet worden. Ferner fand Renzi bei Vögeln und Kaninchen Unfähigkeit zum Stehen und Laufen; während Nothnagel nur beobachtete, dass solche Thiere ihre Vorderpfoten nach vorn ziehen lassen, ohne sie wieder zurückzuziehen. Die Vierhügel stehen in direkter Beziehung zu dem N. opticus und oculomotorius. Nach ihrer Zerstörung sind die Thiere durchaus blind und der bekannte Reflex von Seiten der Retina auf die Pupille, wenn Licht in das Auge fällt, hat aufgehört. Dem entsprechend fand Flourens auf Reizung der Vierhügel Verengerung der Pupillen in beiden Augen; wird nur das vordere Vierhügelpaar gereizt, so treten Drehungen beider Augen nach entgegengesetzten Seiten ein (Adamük). Wie nahe der Zusammenhang der Vierhügel mit dem Sehorgan ist, geht aus der Thatsache hervor, dass Zerstörung eines Auges Atrophie der Vierhügel auf der anderen Seite bedingt (Magendie). Wenn man bei einem Kaninchen nach Abtragung der Grosshirnlappen die Thalami hart am vorderen Rande der Corpora quadrigemina reizt, so erhält man inspiratorische Wirkungen; ebenso exspiratorische Wirkungen, wenn man

die Reizung in den Vierhügeln dicht unter und neben dem Aquaeductus Sylvii anbringt (A. Christiani).

Ein Frosch, dessen Thalami optici beiderseits abgetragen werden, springt noch anscheinend ganz normal, nur dass er die Vorderhände öfter mit der Rückenfläche aufsetzt; er vermag vollkommen koordinirt zu schwimmen und quakt, wenn man seine Rückenhaut streicht, doch macht er keinen Versuch mehr, die schief geneigte Ebene in die Höhe zu steigen. Nach mechanischer Reizung der Vierhügel treten Bewegungen der beiden Augen auf, während nach ihrer Zerstörung der Frosch vollkommen blind ist (Fische zeigen hierin das gleiche Verhalten). Zerstört man den Hirntheil, auf welchem die Vierhügel aufsitzen (Basis der Vierhügel), so werden die Sprungbewegungen äusserst plump und unbeholfen, die Fähigkeit des normalen koordinirten Schwimmens hat aufgehört und der Quakversuch bleibt aus (Steiner).

Die einseitige Verletzung gewisser Theile des Mittelhirns ruft Zwangsbewegungen hervor, von denen man hauptsächlich drei Formen unterscheidet: 1) Reitbahn- (Manège-) Bewegung: das Thier bewegt sich in der Peripherie eines Kreises; 2) Uhrzeigerbewegung: das Thier bewegt sein Vordertheil um den feststehenden Hintertheil; 3) Rollbewegung: das Thier rotirt um seine Längenaxe. Die Zwangsbewegungen treten nach Verletzung des Pedunculus cerebri, des Streifenhügels, des Sehhügels, einzelner Theile des verlängerten Markes und des Kleinhirnes auf. Eine Lähmung einzelner Muskeln und Muskelgruppen ist nicht zu konstatiren, auch treten die Zwangsbewegungen nur dann ein, wenn die operirten Thiere zu Bewegungen angeregt werden (Schiff). Die Richtung, in welcher die Bewegung erfolgt, ist unsicher. Auch bei Menschen sind ähnliche Zwangsbewegungen beobachtet worden und aus ihren Aussagen lassen sie sich dahin erklären, dass diese Personen in der Regel eine falsche Vorstellung von der Stellung ihres Körpers gegenüber den Aussendingen erhalten haben und diese Bewegungen ausführen in der Meinung, die richtige Beziehung wieder herzustellen. Solche falsche Vorstellungen werden aber dadurch hervorgerufen, dass durch die Verwundung des Mittelhirns die Aufnahme von gewissen Sinneseindrücken (Gesicht- und Muskelgefühl) gestört worden ist.

2. Das Kleinhirn.

Wenn man bei Säugethieren oder Vögeln einen Theil des Kleinhirns abträgt, so werden die Bewegungen zitternd und unregelmässig, weshalb dem Kleinhirn die Funktion eines Koordinationscentrums zugesprochen worden ist (Flourens). Je tiefer die Verletzungen des Kleinhirns sind, um so ausgesprochener erscheinen jene unregelmässigen Bewegungen, verschwinden aber nach einiger Zeit wieder vollständig. Aus diesem Grunde hat man die Existenz eines solchen Koordinationscentrums im Kleinhirn auch wieder verlassen müssen. In dieser Richtung an Menschen ange-

stellte Beobachtungen haben zum Mindesten ein zweifelhaftes Resultat ergeben. Endlich verlegte Renzi das Muskelgefühl in das Kleinhirn auf Grund von Beobachtungen an Menschen, welche angaben, dass ihnen der Boden unter den Füssen schwinde. Aber die Anzahl dieser Beobachtungen ist nur klein und der Thierversuch bietet für diese Ansicht keine Stütze. Nachdem auch die Lehre, dass im Kleinhirn das Centrum für den Geschlechtstrieb sitze, widerlegt worden ist, steht eine bestimmte Ansicht über die Funktion des Kleinhirns noch aus.

Wenn man einem Frosche das Kleinhirn mit minutiöser Schonung aller darunter liegenden Theile entfernt, so treten geringfügige, aber dauernde Störungen ein, welche darin bestehen, dass bei Distancesprüngen zu kurz oder zu weit gesprungen wird, und dass beim Balancement auf der schiefen Ebene ein Zittern und Schwanken namentlich im Vorderkörper bemerkbar wird, wenn der Frosch die hohe Kante übersteigen soll, von der er auch regelmässig herunterfällt (Steiner).

3. Das Grosshirn.

1) Nach Abtragung der Grosshirnlappen verfallen die Thiere (Frosch, Taube, Hund) in einen schlafsuchtartigen oder passiven Zustand, in welchem keine Bewegung ohne äusseren Antrieb ausgeführt wird, selbst der Hunger kann das Thier nicht zum Fressen veranlassen, und es stirbt vor der gefüllten Schüssel den Hungertod. 2) Zufällige Verletzungen oder Kompressionen des Grosshirns, sowie Erkrankungen desselben führen in der Regel zu sehr ähnlichen Zuständen, namentlich sind die sog. geistigen Funktionen, der Denkprozess, erheblich gestört. 3) Störungen des Hirnwachsthums während des Embryonallebens aus unbekannten Gründen oder in Folge von reichlicher Wasseransammlung (Mikrocephalie und Hydrocephalus) beeinträchtigen die geistigen Fähigkeiten ausserordentlich (Blödsinn). 4) In der Thierreihe nimmt mit der Entwicklung des Grosshirns (Zunahme seiner Windungen und seines Gewichtes gegen das des Körpers) die geistige Entwicklung der Individuen zu. Aus diesen Beobachtungen folgert man, dass das Grosshirn, besonders die Grosshirnrinde, das Centralorgan für die Seelenthätigkeiten: das Wollen, das bewusste Empfinden etc. ist. Die Grosshirnrinde ist also dasjenige Organ, in welchem die Sinneseindrücke jene psychischen Thätigkeiten hervorrufen (gewissermaassen induziren), durch welche wir zu Vorstellungen über die Aussenwelt geleitet werden (Wahrnehmungen); die Aussenwelt ist für unsere Erkenntniss nur vorhanden, insofern als die Objekte in ihr durch unsere Sinnesorgane in der Grosshirnrinde gewissermaassen gespiegelt oder projizirt werden. Die auf diese Weise entstandenen Vorstellungen führen ihrerseits wieder zu weiteren Vorgängen in den Rindenganglien, welche man den Denkprozess nennt. An diesen Denkprozess schliessen sich öfters sofort, oder nach einiger Zeit Thätigkeitsäusserungen an, die das Gepräge der Ueberlegung und grössten Zweckmässigkeit an sich tragen

und die man als willkürliche, einem freien Willen zu verdankende Aktionen bezeichnet. Man übersieht bald, dass diese Kette von Vorgängen grosse Aehnlichkeit mit den Reflexvorgängen hat, die vom Rückenmark, dem centralen Höhlengrau ausgehen; es kommt indess hier noch die eigenthümliche Einrichtung hinzu, dass in der Grosshirnrinde die Uebertragung von der sensiblen auf die motorische Bahn nicht sogleich geschehen muss, sondern, dass sie erst später folgen kann und gleichsam auf gewisse Zeit dort deponirt wird (Erinnerungsbilder und Gedächtniss), um erst später auf die Peripherie zu wirken. Auf diese Weise entsteht die Täuschung, dass eine centripetale Erregung in der Grosshirnrinde ohne Effekt verschwunden ist und andererseits der Eindruck, als ob eine centrifugale Erregung von derselben Stelle ohne jede äussere Anregung erfolgt wäre. Die Aktionen, welche auf diese Weise entstehen können, kompliziren sich noch mehr dadurch, dass eine ganze Reihe von centripetalen Erregungen in dieser Weise deponirt werden können, ohne die Ordnung der darauf folgenden centrifugalen Aeusserungen zu unterbrechen resp. zu stören. Der sog. „Wille“ erscheint demnach nicht mehr als freier Wille, sondern er ist durchaus die nothwendige Folge der Eindrücke und Anregungen, die das Grosshirn von der Peripherie, erhält und jener oben beschriebene Zustand, der als Folge der Grosshirnlappenexstirpation eingetreten war, würde vermuthlich in gleicher Weise auftreten, wenn man ein Individuum aller seiner sensiblen Nerven so beraubte, dass es keine Eindrücke aus seiner Umgebung aufnehmen könnte.

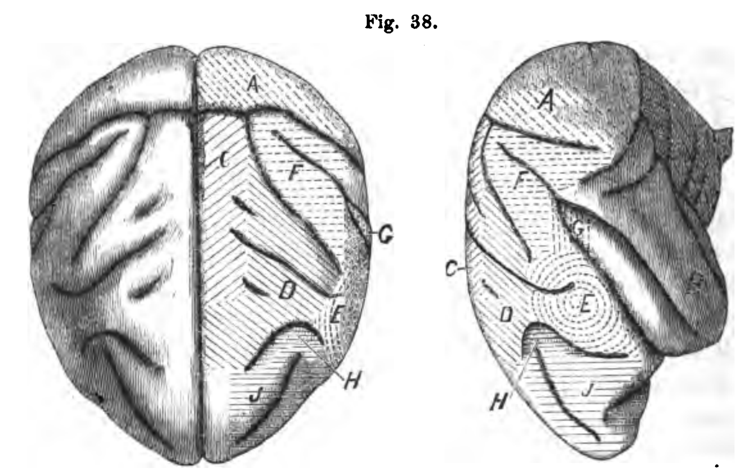
Sensible und motorische Theile des Grosshirns.[1]

Man hatte auf Grund der berühmten Versuche von Flourens das Grosshirn in allen seinen Theilen für funktionell gleichwerthig gehalten, bis Fritsch und Hitzig zeigten, dass nach elektrischen Reizungen gewisser scharf begrenzter Partien des vorderen Theiles (Scheitellappen) der Grosshirnrinde Muskelbewegungen beobachtet werden, während entsprechende Bewegungsstörungen auftreten, wenn man dieselben Partien bis zu einer Tiefe von wenigen Millimetern exstirpirt. Am meisten nach vorn fanden diese Autoren eine Stelle, von der aus sie auf Reizung Bewegung der Nackenmuskeln der anderen Seite erhielten, eine zweite dahinter gelegene Stelle beherrscht die Dreher und Beuger des Vorderbeines, eine dritte die Adduktoren und Flexoren desselben Beines; von einer

[1] Fritsch und Hitzig. Ueber die elektrische Erregbarkeit des Grosshirns. Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv 1870. D. Ferrier. Functions of the brain. 1876. J. Munk. Ueber die Funktionen der Grosshirnrinde. Berlin 1881. Fr. Goltz. Die Funktionen des Grosshirns. Bonn 1881.

weiteren Stelle aus erhält man Bewegungen des Hinterbeines, von einer anderen Stelle aus Kontraktionen der vom N. facialis versorgten Muskeln etc. Aus der Thatsache, dass an jenen Körperstellen, wo Bewegungsstörungen auftraten, die Hautempfindungen deutlich herabgesetzt waren, sowie aus einigen anderen Momenten hatte SCHIFF jene Partien der Hirnrinde als Reflexherde gedeutet. H. MUNK erklärt weiter, dass in ihnen auf Grund von dorthin fliessenden Gefühlsempfindungen, Vorstellungen und Wahrnehmungen entstehen, welche die nächste Ursache zu den sog. willkürlichen Bewegungen werden. Er nannte diese ganze Region die Gefühlsphäre, welche aus einer grösseren Anzahl einzelner Felder zusammengesetzt ist (Fig. 38. *C*—*J*). In der Konvexität des Hinter-

Fig. 38.



Grosshirnrinde des Affen nach H. MUNK.

hauptlappens findet derselbe Autor die Sehsphäre (*A*), nach deren Zerstörung das Thier (Hund, Affe u. a.) vollständig blind wird (Rindenblindheit); im Schläfenlappen die Hörsphäre (*B*), deren Abtragung zu völliger Taubheit führt (Rindentaubheit). Die Sehsphäre ist der Retina gegenüber in sehr bestimmter Weise angeordnet und zwar so, dass die äusserste laterale Partie der Netzhaut des einen Auges mit der lateralen Partie der Sehsphäre derselben Seite in Verbindung steht, während der mittlere und innere Theil der Netzhaut zu dem korrespondirenden mittleren und inneren Abschnitte der Sehsphäre der anderen Seite hinführt. Danach sind die beiden Nn. optici im Chiasma theilweise gekreuzt und die Folge einer einseitigen Zerstörung der Sehsphäre ist eine doppelseitige Hemiopie Das gleiche Verhältniss trifft auch für den Menschen zu, wo in pathologischen Fällen dieselben Störungen im Bereiche des Gesichtssinnes zur Beobachtung kamen. An der unteren Fläche der Hemisphären, im Gyrus

Hippocampi, liegt die **Riechsphäre**. Die Sinnesempfindungen erscheinen demnach in der Grosshirnrinde **lokalisirt**. Eine wesentliche Stütze findet diese Anschauung in der Beobachtung, dass bei jungen mehrmonatlichen Thieren, denen nach der Geburt Auge oder Ohr zerstört worden, die entsprechenden Rindenfelder in der Entwicklung zurückgeblieben waren; ferner in der Thatsache, dass bei neugeborenen Hunden die Rindenfelder erst nach dem zehnten Lebenstage erscheinen, vorher aber nicht vorhanden sind (Soltmann).

Jene Versuche an der Grosshirnrinde beleuchten einen eigenthümlichen pathologischen Zustand, der darin besteht, dass Patienten, die bei vollem Bewusstsein sind und ihre Zunge bewegen können, in dieser Weise nicht zu sprechen vermögen, dass sie die Wortsymbole für viele oder alle Objekte vergessen haben, sie aber erkennen, wenn sie ihnen genannt werden (Aphasie). Ein solcher Zustand ist häufig beobachtet worden nach Erkrankungen gewisser Stellen im Vordertheile des Grosshirns und zwar namentlich der dritten Stirnwindung, in der Regel der linken Seite (Broca). Die Anomalie ist so zu verstehen, dass dem Patienten die Mittelglieder zwischen seinen Vorstellungen und den Sprachbewegungen fehlen. Die Aphasie ist nicht selten von einer motorischen Störung begleitet, welche eine ganze Körperhälfte betrifft und **Hemiplegie** genannt wird. Die gelähmte Seite ist jedesmal die der Gehirnaffektion **entgegengesetzte**, wie es in Folge der Faserkreuzung in der Oblongata (s. S. 403, Pyramidenkreuzung) sich auch voraussetzen lässt. Findet man **gleichseitige** Lähmungen am Kopfe, so handelt es sich zugleich um Kompression der an der Hirnbasis gelegenen Nerven.

Mitbewegung. Als Mitbewegung bezeichnet man eine Bewegung, die ohne vom Willen beabsichtigt zu sein, neben einer anderen beabsichtigten Bewegung auftritt, wie z. B. die Kontraktion der Gesichtsmuskeln bei schwerer Arbeit.

Mitempfindung. Die Mitempfindung oder Irradiation der Empfindung ist eine Erscheinung, bei der eine Empfindung über die Punkte hinausgreift, welche direkt erregt worden sind (z. B. Schmerz der ganzen Gesichtshälfte bei einfachem Zahnschmerz).

In beiden Fällen handelt es sich nicht etwa um Miterregung von Nachbarfasern durch Querleitung, sondern es breitet sich die Erregung in Folge ihrer Intensität über eine grössere Gruppe von Ganglienzellen, die alle miteinander in Verbindung stehen (s. oben), aus.

Der Schlaf.

Das Centralnervensystem des Menschen und der höheren Thiere ist nicht ununterbrochen während des ganzen Lebens thätig, sondern es treten tägliche Unterbrechungen, namentlich der Thätigkeit des Grosshirns, ein, welche man „Schlaf“ nennt, im Gegensatz zu dem thätigen, dem wachen Zustande. Der Schlaf, welcher in der Regel in die Nacht-

zeit fällt und kürzer oder länger anhält, versetzt das Individuum in einen Zustand, der völlig demjenigen gleicht, den wir an den des Grosshirns beraubten Thieren beobachtet haben: es ist ausschliesslich die Seelenthätigkeit, welche aufhört, während geordnete Reflexbewegungen, sowie die vegetativen Funktionen ihren normalen Fortgang nehmen. Die Athmung wird etwas verlangsamt und die Athemzüge vertieft; die Pulsfrequenz ist verringert, und eine Anzahl von Sekretionen, darunter die Harnsekretion ist vermindert; die Augen sind nach ein- und aufwärts gerichtet, die Pupille verengt. Das Gehirn selbst scheint etwas anämisch. Der Schlaf kann sehr fest oder „tief" sein oder er kann nur schwach oder „leise" sein; in letzterem Falle ruht das Seelenorgan nicht vollständig, sondern es können eigenartige Vorstellungen, „Träume", entstehen, die ihren Ursprung ebenso wie die Vorstellungen des wachen Zustandes peripheren Erregungen verdanken, deren Eigenartigkeit darin liegt, dass sie ins Unbegrenzte reichen und unabsehbare Phantasie- und Trugbilder entrollen.

Was die Ursache des Schlafes betrifft, so ist dieselbe wahrscheinlich in einer Ermüdung der grauen Substanz des Grosshirns zu suchen, die, da sie während des Tages unausgesetzt thätig ist, ebenso ermüdet, wie der Muskel nach angestrengter Thätigkeit. Die weitere Analogie zur Muskelermüdung, dass es sich beim Schlaf ebenfalls um die Wirkung von im Laufe der Thätigkeit gebildeter Milchsäure handelt (Preyer), und dass man ein ausgeruhtes Gehirn durch Injektion von Milchsäure ermüden, in Schlaf versetzen kann, hat sich bisher wenig Anerkennung verschaffen können. Andererseits soll jedesmal Schlaf eintreten, wenn von dem Individuum alle centripetalen Erregungen ferngehalten werden (Pflüger, Heubel). Einen sehr interessanten hierher gehörigen pathologischen Fall beschreibt Strümpell; ein 16jähriger junger Mensch hatte seine ganzen Empfindungsorgane bis auf das rechte Auge und das linke Ohr eingebüsst. Wurde das Auge zugebunden und das Ohr verstopft, so verfiel das Individuum nach fünf Minuten in tiefen Schlaf.

Das Wahrscheinlichste ist wohl das, dass in erster Linie die Ermüdung des Seelenorganes den Schlaf induzirt und dass die Fernhaltung von centripetalen Erregungen, da das Seelenorgan vielleicht niemals oder doch nur höchst selten vollständig unerregbar ist, dem Eintritt des Schlafes durchaus förderlich sein muss.

Anhang.

Das sympathische Nervensystem (N. sympathicus).

Neben dem cerebrospinalen besitzt der Körper noch das sog. sympathische Nervensystem, das vielfach in jenes erstere hineinragt und aus

den beiden symmetrischen Grenzsträngen und den Nervengeflechten besteht. Die Elemente des Sympathicus sind Ganglienzellen und Nerven; die ersteren sind in kleinen Gruppen, als Ganglien, überall im Körper, vorzüglich in den Eingeweiden zerstreut, die letzteren sind marklose Nervenfasern. Bei dieser Zusammensetzung besitzt der Sympathicus voraussichtlich die Funktionen eines Central- und eines Leitungsorganes.

Der Sympathicus als Centralorgan. Bewusste Empfindung vermittelt der Sympathicus nicht und die geringe Empfindlichkeit der Eingeweideorgane ist auf die Nervenfasern zu beziehen, die vom cerebrospinalen System dorthin gelangen. Ebensowenig vermittelt er sog. willkürliche Bewegung, dagegen mit voller Sicherheit automatische Bewegung und zwar: 1) in den Herzganglien (s. S. 51), 2) in den Ganglien des Magens und Darmes (s. S. 152 u. 154), 3) in den Ganglien der Ureteren (s. S. 134) und 4) in den Ganglien des Uterus (s. unten). Alle diese Centren können auch von Nerven des cerebrospinalen Systems beeinflusst werden (s. an den entsprechenden Stellen). Reflexaktionen von Seiten des Sympathicus sind mit Sicherheit nicht beobachtet worden.

Der Sympathicus als Leitungsorgan. Im Halstheil des Sympathicus verlaufen: 1) Fasern, für die Pupille (s. S. 392), 2) vasomotorische Nerven für die entsprechende Kopfhälfte, 3) Sekretionsfasern für die Speicheldrüsen (s. S. 105), 4) centripetale Nerven, die das Vaguscentrum erregen (s. S. 52), 5) durch das unterste Halsganglion beschleunigende Fasern zum Herzen und endlich vom Herzen Fasern, die im N. depressor zum Gehirn aufsteigen und das vasomotorische Centrum beeinflussen (s. S. 53 u. 67). Im Brusttheile treten durch das oberste Brustganglion die vasomotorischen Nerven für die Armgefässe (sie kommen aus dem untersten Theile des Hals- und obersten Theile des Brustmarkes). Aus dem Brusttheil entspringen der N. splanchnicus major et minor (sie stammen eigentlich aus dem Rückenmark, dem sie ihre Fasern durch den 2.—12. Brust- und den 1.—2. Lendennerven entnehmen); sie enthalten: 1) Hemmungs- und Beschleunigungsfasern für die Darmbewegung (s. S. 155), 2) vasomotorische Nerven für den Magen, die Leber und den ganzen Dünndarm, und 3) centripetale Nervenfasern, die auf das Vaguscentrum wirken (S. 52). Im Bauchtheil des Grenzstranges und dem Unterleibsplexus sind sowohl bewegende, als vasomotorische Nerven für die übrigen Unterleibsorgane (Dickdarm, Milz, Blase, Uterus u. s. w.) enthalten, denn Reizungen dieser Nervenpartien rufen verstärkte Bewegungen und Durchschneidungen, Cirkulationsstörungen, hervor.

Vierter Abschnitt.

Zeugung und Entwicklung.

Das Individuum geht nach kürzerer oder längerer Lebensdauer, entsprechend dem allgemeinen Gesetze von dem stetigen Wechsel alles Lebens, unter, stirbt; für die Fortpflanzung der Art aber ist gesorgt durch die Zeugung neuer, entwicklungsfähiger Organismen (Embryonen), aus denen sich unter günstigen Bedingungen der Organismus bis zu seiner Vollendung aufbaut.

§ 1. Zeugung.[1]

Man unterscheidet zwei Arten von Zeugung:

1. Die Zeugung durch Theilung. Sie besteht darin, dass der mütterliche Organismus sich in zwei gleichwerthige Stücke theilt, welche dauernd in diesem Zustande fortleben, da sie damit auch die Höhe ihrer Entwicklung erreicht haben.

Durch Theilung pflanzen sich fort: a) einzellige Organismen, wie Amöben u. s. w.; b) die Elementarorganismen der höheren Thiere, die Zellen, z. B. weisse Blutzellen, Knorpelzellen u. s. w.

2. Die Zeugung durch Abspaltung eines entwicklungsfähigen Theiles vom mütterlichen Organismus. Ist dieser abgespaltene Theil, der sich an einer Stelle des mütterlichen Organismus gebildet hat, ein Zellenhaufe, so nennt man diese Art der Zeugung die „Zeugung durch Knospung". Ist die Knospe aber nur eine Zelle, so bezeichnet man diese Zelle als „Eizelle" und die Art der Zeugung als „Zeugung durch Eibildung".

Die Zeugung durch Knospung eines sich später ablösenden Zellenhaufens kommt namentlich bei den Pflanzenthieren (woher auch der Name stammt), aber auch bei einzelnen anderen niederen Thieren vor. Bei den übrigen Thieren bis hinauf zum Menschen geschieht die Zeugung durch Eibildung.

---

[1] V. Hensen. Physiologie d. Zeugung. Hermann's Handbuch d. Physiologie. Bd. VI. 1881.

Die Eizelle kann ohne jeden weiteren äusseren Einfluss ihre Entwicklung beenden (Parthenogenesis) oder sie bedarf dazu eines äusseren Einflusses, der darin besteht, dass die Samenzelle mit der Eizelle eine direkte Verschmelzung (Konjugation) eingeht (Bütschli, Fol, Hertwig u. A.), durch welche ein neues entwicklungsfähiges Zellindividuum entsteht. Man nennt diesen Akt die „Befruchtung“ und die Art der Zeugung die „geschlechtliche Zeugung“ im Gegensatz zu den übrigen Zeugungsformen, welche man als „ungeschlechtliche Zeugung“ bezeichnet.

Der Befruchtungsakt geschieht durch zwei Individuen, von welchen dasjenige, welches das Ei liefert, das weibliche, das andere, welches die Samenzelle liefert, das männliche Individuum ist. Geschieht die Befruchtung durch ein Individuum, das zugleich Ei und Samen liefert, so nennt man dasselbe hermaphroditisch (verschiedene wirbellose Thiere, namentlich Schnecken).

Die Parthenogenesis kommt nur neben geschlechtlicher Zeugung vor, bildet immer nur Individuen eines Geschlechtes, nämlich nur männliche oder nur weibliche, und ist überhaupt sehr wenig verbreitet, bisher nur bei den Bienen, Wespen und einigen Anderen sicher festgestellt. Das bekannte Beispiel der Parthenogenesis ist das der Bienen: Bei den Ausflügen aus dem Bienenstock wird die Königin von den männlichen Bienen (Drohnen) befruchtet und kehrt mit gefüllter Samentasche (Receptaculum seminis) in den Stock zurück. Die Eier, die sie in die Zellen (Honigwaben) legt, werden entweder befruchtet oder bleiben unbefruchtet, ein Vorgang, der von den Dimensionen der Zelle abhängt, welche die Königin mittelst ihres Hinterleibes misst. Aus den unbefruchteten Eiern entwickeln sich Drohnen, aus den befruchteten Eiern Arbeiter (zeugungsunfähige Weibchen). Stirbt die Königin, so wird, um dem Untergange des ganzen Bienenstockes vorzubeugen, eines der zeugungsunfähigen Weibchen (Arbeiter) zur Königin erzogen, indem es von den übrigen Arbeitern mit dem sog. Königinnenbrode gefüttert wird.

Zeugung beim Menschen.

Menstruation, Bildung und Ablösung des Eies.

Zur Zeit der Geschlechtsreife (in unserer gemässigten Zone etwa mit 14 Jahren) tritt beim weiblichen Individuum die Menstruation ein, die darin besteht, dass 2—8 Tage lang reichlich mit Schleim gemischtes Blut aus den Genitalien fliesst. Die Menstruation, die sich ca. alle vier Wochen wiederholt und zwischen dem 45.—50. Jahre vollkommen verschwindet (klimakterische Jahre), ist nur ein äusseres Zeichen für einen inneren, sehr wichtigen Vorgang, die Ablösung eines Eies aus dem Eierstock. Der Eierstock enthält nämlich in seiner Substanz eingebettet die Graaf'schen Follikel, kugelförmige Blasen, die zur Zeit der Reife etwa erbsengross sind. Die Hülle des Graaf'schen Follikels besteht aus einer gefässhaltigen, bindegewebigen Membran, deren Innenfläche mit

einem mehrschichtigen Epithel ausgekleidet ist, das die Membrana granulosa bildet. Diese ist durch Wucherung zu einer scheibenförmigen Verdickung, dem Discus oophorus, gewachsen, in welcher sich das Ei, Ovulum, eingebettet befindet. Der übrige Raum des Follikels ist mit einer eiweisshaltigen Flüssigkeit erfüllt, die fortwährend zunimmt, sodass die entstehende Spannung in dem Follikel die Cirkulation des Blutes in den Gefässen hindert. Die Folge davon ist, dass die Follikelwand atrophisch wird, eine Zerreissung des Follikels eintritt und das Ei ausgestossen wird. Die Eiablösung erfolgt alle vier Wochen und ist von einer Kongestion der Genitalorgane, namentlich des Uterus und seiner Schleimhaut begleitet, als deren Folge eben die Menstrualblutung auftritt, entweder durch Zerreissung kleiner Uterinschleimhautgefässe oder durch reichlichen Durchtritt von rothen Blutkörperchen durch die unversehrte Gefässwand. Das losgelöste Ei gelangt in die Tuben dadurch, dass das Tubenende zur Zeit der Berstung des Follikels den Eierstock mit seinen Fransen umfasst. Von dort gelangt es durch die Flimmerbewegung der Tubenschleimhaut nach dem Uterus, wo es entweder unbefruchtet untergeht oder befruchtet zur Entwicklung gelangt.

Bei den Säugethieren geschieht die Eilösung nur ein oder mehrere Male während des Jahres zur Brunstzeit und ist ebenfalls von einer Blutung aus den Genitalien begleitet.

Die Eiablösung ist gewöhnlich mit einer Menstrualblutung verbunden, dieselbe kann aber auch fehlen, wie die Thatsache einer neuen Schwangerschaft innerhalb der Säugezeit, wo die Menstruation gewöhnlich nicht vorhanden ist, beweist.

Der geborstene Graaf'sche Follikel bildet sich zum Corpus luteum um, indem er sich durch reichliche Wucherung der Membrana granulosa zu einer kompakten Masse von gelber Farbe verwandelt (die gelbe Farbe verdankt das Corpus luteum dem Hämatoidin, das sich aus dem bei der Berstung in den Follikel gelangten Blutfarbstoff gebildet hat). Man unterscheidet das Corp. lut. verum und spurium; das erstere bildet sich, wenn auf die Eilösung eine Schwangerschaft gefolgt ist, das letztere, wenn eine solche nicht eingetreten ist. Das Corp. lut. spur. ist viel kleiner und schon nach 1—2 Monaten wieder völlig verschwunden, das Corp. lut. ver. wird sehr gross, ragt hoch über die Fläche des Eierstockes hervor und kann noch gegen das Ende der Schwangerschaft vorhanden sein. Später schrumpft es wieder zusammen und hinterlässt nur eine Narbe, sodass der Eierstock nach mehreren Schwangerschaften ganz uneben wird.

Der Samen.

Der Samen, welcher im Hoden bereitet wird, ist eine zähe, weissliche, eigenthümlich riechende Flüssigkeit von alkalischer Reaktion, die in einer Intercellularflüssigkeit die beweglichen Samenfäden (Spermatozoën, Spermazellen) suspendirt enthält. Die Samenfäden bestehen aus dem Kopfe und dem Schwanze; sie machen sehr lebhafte, schlängelnde Be-

wegungen, die durch peitschenartige Ausschläge des häufig mit einer undulirenden Membran versehenen Schwanzes hervorgebracht werden. Die Ursache dieser Bewegung ist vollkommen unbekannt. Auf dem Wege vom Hoden bis zum Penis werden dem Samen aus der Prostata und den Cowper'schen Drüsen noch andere Flüssigkeiten zugemischt, sodass der an die Körperoberfläche entleerte Samen verdünnter ist und demnach weniger Samenzellen enthält, als wenn er direkt aus den Hoden gewonnen wird.

Die chemischen Bestandtheile der Samenflüssigkeit sind Eiweisskörper (Serumalbumin und Alkalialbuminat), Nucleïn, Lecithin, Cholesterin, Fette, anorganische Salze, vorwiegend Alkalien an Chlor, Phosphorsäure und Kohlensäure gebunden und Wasser.

Die Samenbereitung beginnt erst mit dem Eintritt der männlichen Geschlechtsreife (Pubertät); die Absonderung geschieht nicht stetig, sondern unter besonderen Umständen, nämlich bei Reizung des Penis, wie beim Coitus, also reflektorisch, oder im Schlafe durch innere, vom Centralorgan ausgehende Bedingungen. Die Entleerung des Samens ist jedesmal mit einem eigenthümlichen Gefühl, das man als Wollustgefühl bezeichnet, verbunden. Die Entleerung in die Harnröhre geschieht durch peristaltische Kontraktionen der Samenleiter und Samenblasen, die Entleerung aus der Harnröhre durch periodisch wiederholte, plötzliche Zusammenziehungen des M. bulbo-cavernosus. Der reflektorischen Samenentleerung muss jedesmal eine Erektion des Penis voraufgehen, wodurch der Penis gesteift und verlängert wird. Die Ursache der Steifung ist die strotzende Blutfüllung der drei Corpora cavernosa des Penis. In die Corpora cavernosa, die ein kommunizirendes Höhlensystem darstellen, münden die Arterien der Septa, während aus ihnen die Venen sich sammeln. Da die Septa glatte Muskelfasern enthalten, so kann jene Füllung der Corp. cavernosa verursacht sein durch einen vermehrten Zufluss von Blut, indem eine bestehende tonische Kontraktion nachlässt oder durch Behinderung des Abflusses aus den Venen. Beide Momente scheinen mitzuwirken, denn Reizung der Nn. erigentes ruft eine Erektion des Penis hervor und der Abfluss aus den Venen kann behindert werden, da die Vv. profundae durch die Corp. cavernosa selbst hindurchgehen. Das Centrum für die Erection des Penis liegt im Lendenmark, nach dessen Zerstörung die Erektion nicht mehr zu Stande kommt (Goltz). Aber auch mit dem Gehirn muss dieses Centrum in Verbindung stehen, wie die Thatsache beweist, dass auch schon gewisse psychische Zustände Erektion hervorrufen, und die Beobachtung von Erektionen bei Erhängten darthut.

Die Nn. erigentes kommen beim Hunde aus dem 1. und 2. Sakralnerven, die in den Plex. hypogastricus eintreten, von wo aus Nervenfasern (Nn. erigentes)

namentlich zur Pars membranacea urethrae treten (ECKHARD). Die Nerven der Samenleiter kommen aus dem Grenzstrang des Sympathicus, stammen aber aus dem vierten und fünften Lendennerven (BUDGE).

Befruchtung.

Die Befruchtung geschieht durch den Coitus, der darin besteht, dass der erigirte Penis in die Vagina immittirt und in derselben spritzenstempelförmig so lange bewegt wird, bis die Ejakulation des Samens erfolgt („Begattung"). Die beweglichen Spermatozoën treffen irgendwo in dem Genitalkanal auf das Ei, in dessen Dotter sich dasjenige Zoosperm einbohrt, welches zuerst in senkrechter Richtung dem Ei am nächsten ist. Sobald dies eine Zoosperm in den Dotter eingetreten ist, verdichtet sich das Ei an seiner Oberfläche so, dass das Eindringen weiterer Spermatozoën unmöglich wird. Wenn durch irgend welche Verhältnisse trotzdem mehrere Spermatozoën in das Eiplasma eindringen, so sollen sich diese Eier zu Missbildungen entwickeln (Bei vielen Seesternen und Seeigeln streckt sich dem nächsten Zoosperm ein vorgestülpter Fortsatz des Eiplasma entgegen). Die weiteren Vorgänge bei der Befruchtung siehe unten S. 421.

Was den Ort der Befruchtung betrifft, so weist die Auffindung von Samenfäden auf dem Ovarium und die in seltenen Fällen vorkommenden Abdominal- und Tubenschwangerschaften darauf hin, dass Befruchtungen schon auf dem Ovarium und in den Tuben vorkommen können. Normal macht das befruchtete Ei seine Entwicklung im Uterus selbst durch; ob aber auch dort die Befruchtung stattgefunden hat, lässt sich nicht entscheiden.

Da nur jeden Monat eine Eiablösung vor sich geht und das menschliche Weib doch jederzeit befruchtungsfähig ist, so muss man annehmen, dass bei erfolgter Konzeption das befruchtete Ei jedesmal von der letzten Menstruation herstammt.

Der Generationswechsel.

Eine eigenthümliche Zeugungsform bietet der Generationswechsel. Das Prinzip dieses Vorganges ist das, dass auch noch nicht völlig entwickelte Individuen, die sich willkürlich bewegen können, sogenannte Larven, ihrerseits schon zeugungsfähig sind und sich fortpflanzen können. Da die Larven dieser Art längere Zeit in ihrem Larvenzustande verharren und in ihrer Gestalt vollkommen von der ihrer Eltern abweichen, so sind erst die Individuen des zweiten oder dritten Gliedes den Grosseltern vollkommen gleich, weshalb jene Larven in mehreren Fällen als ganz besondere Thierformen beschrieben worden sind.

Ein Beispiel dieser Art bildet die Fortpflanzung des Bandwurms (Taenia). Aus den Eiern des Bandwurms entwickelt sich ein Embryo, der weiterhin zu einem Blasenwurm (Cysticercus) wird. Dieser letztere pflanzt sich durch Knospung so lange fort, bis sein Wirth (das Thier, in dem er wohnt) von einem an-

deren gefressen wird. Ist das geschehen, so wandeln sich die Knospen des Blasenwurms in jenem zweiten Thiere ebenfalls durch Knospung in einen Bandwurm um. Jene zeugungsfähigen Larven werden auch als „Ammen" bezeichnet.

Urzeugung.

Als Urzeugung (Generatio spontanea s. aequivoca) bezeichnet man die hypothetische Entstehung von Individuen durch Neuschöpfung (aus anorganischem Materiale) im Gegensatz zu der bisher betrachteten elterlichen Zeugung. Man hat diese Art der Entstehung von Organismen aus dem Vorkommen von Thieren an Orten hergeleitet, zu denen man sich weder das Vordringen des entwickelten Thieres, noch das Einwandern eines Keimes hat erklären können, so insbesondere für die Eingeweidewürmer und die Infusorien. Indess ist durch die Entdeckungen über die Wanderung und den Generationswechsel der Entozoën auch ihr Ursprung auf eine Abstammung von gleichartigen Eltern zurückgeführt worden. Was ferner die höchst auffallende, massenhafte Entstehung von Infusorien, Gährungs- und Fäulnisspilzen in „Aufgüssen", thierischen und pflanzlichen in Zersetzung begriffenen Flüssigkeiten, betrifft, so ist durch die Untersuchungen von Ehrenberg, Schwann, Schröder, Pasteur u. A. auf das Ueberzeugendste dargethan, dass ausnahmslos sie selbst oder Keime von ihnen durch die Luft diesen Flüssigkeiten zugeführt werden, in denen, wenn sie einen geeigneten Boden finden, sie sich in kürzester Zeit auf dem Wege elterlicher Zeugung massenhaft vermehren. Schliesst man die Luft von einem solchen Aufguss, in dem durch vorheriges Kochen alle etwa bereits vorhandenen Keime ertödtet sind, ab oder führt man nur solche Luft zu, in welcher durch Glühen, Ueberleiten über Schwefelsäure oder mittelst Filtration durch einen Baumwollenpfropf alle lebenden Organismen und Keime sicher getödtet resp. ausgeschlossen sind, so entsteht niemals ein pflanzliches oder thierisches Gebilde.

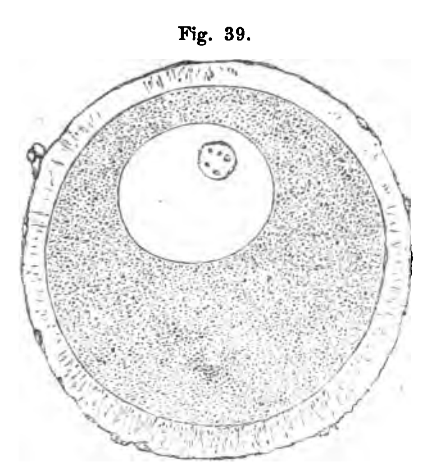
Wie jede einzelne neugebildete Zelle aus einer vorhandenen Mutterzelle hervorgeht, so beherrscht die gesammte Reihe der Thier- und Pflanzenarten das Gesetz der kontinuirlichen Entwicklung (s. oben S. 9).

So wenig mithin das Vorkommen der Urzeugung auch nur durch eine einzige sichere Thatsache erwiesen ist, so kann doch ihre Möglichkeit nicht in Abrede gestellt werden, denn die Erzeugung eines ersten Organismus dürfte sich kaum anders, als durch eine Urzeugung erklären lassen.

§ 2. Entwicklung (Ontogenese).[1]

Die Eizelle besteht aus drei wesentlichen Theilen, der Dotterhaut (Zona pellucida), dem Dotter (Vitellus) und dem Keimbläschen (Vesicula germinativa) (s. Fig. 39). Die Dotterhaut ist eine strukturlose, ziemlich dicke Membran, die bei vielen Wirbellosen und den Fischen eine nachweisbare feine Oeffnung besitzt (Mikropyle), die bei den höheren Wirbelthieren indess gar nicht vorhanden und hier zur Befruchtung auch nicht nothwendig ist. Im Allgemeinen scheint die Mikropyle für die Befruchtung nur dort in Betracht zu kommen, wo die Oberfläche der Eier von einer relativ festen Haut überzogen ist, sodass allein die Mikropyle den Eintritt des Zoosperms möglich macht.

Fig. 39.

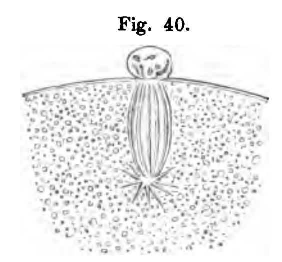


Reifes Ei von Asterias glacialis (nach FOL).

Der Dotter besteht aus eiweissartigen Körpern, Vitellin u. s. w., in denen eine Anzahl stark lichtbrechender Körnchen eingelagert sind, wodurch er undurchsichtig ist. Das Keimbläschen (der Zellkern) ist ein bläschenförmiges Gebilde, das sich im Innern des Dotters befindet und an dem man den Keimfleck, Macula germinativa (Kernkörperchen), unterscheidet.

Neben dem eben beschriebenen Dotter, Bildungsdotter, ist in den Eiern der Vögel, der beschuppten Amphibien und der meisten Fische noch ein zweiter Dotter, der Nahrungsdotter, vorhanden, der mit dem Aufbau des Embryo nichts zu thun hat, sondern demselben nur zur Nahrung dient.

Fig. 40.



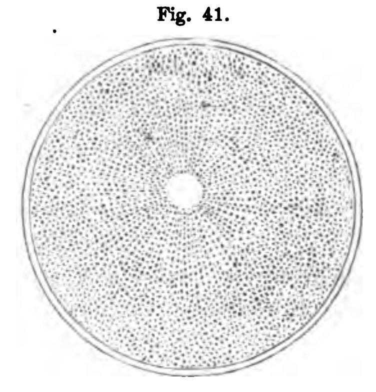
Ein Theil des Eies von Asterias glacialis im Augenblick der Ausstossung des ersten Polkörpers und der Zurückziehung des Restes der Spindel in das Ei. Pikrinsäurepräparat.

Bevor das Ei zur Befruchtung kommt, macht es eine Reihe von Metamorphosen durch, welche erst in neuerer Zeit entdeckt worden sind (BÜTSCHLI, FOL, HERTWIG u. A.); zunächst bei vielen Wirbellosen, aber auch bei den Wirbelthieren (E. VAN BENEDEN, HERTWIG u. A.), sodass das Wesentliche dieser Veränderungen wohl durch die ganze Thierreihe hindurch zu verfolgen ist. Diese Veränderungen betreffen das Keimbläschen, das allmälig ein zerklüftetes Ansehen erhält und sich in dem Dotter

[1] A. KÖLLIKER. Entwicklungsgeschichte des Menschen etc. 1861 und 1876. F. M. BALFOUR. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Jena, 1881.

aufzulösen scheint, während der Keimfleck oder Theile desselben vielleicht unter Mithülfe des umgebenden Plasmas einen längsgestreiften spindelförmigen Körper („Richtungsspindel") formiren (s. Fig. 40). Diese Richtungsspindel entspricht nach Bau und Verhalten einem in Theilung begriffenen spindelförmig modifizirten Zellkerne. Nachdem diese Richtungsspindel dicht unter die Dotteroberfläche gerückt ist, schnürt sich ein kleiner Theil des Eiplasmas sammt einem Antheil der Spindel von dem Dotter als sog. Richtungskörper (Polkörper oder Polzelle) ab (vgl. dieselbe Figur). Auch können successive mehrere derartige Polkörper gebildet werden. Der im Dotter verbleibende Rest der Richtungsspindel bildet sich zu einem normalen Kern um, den man als weiblichen Vorkern bezeichnet (s. Fig. 41), dessen besondere Bedeutung gleich näher gewürdigt werden soll.

Fig. 41.

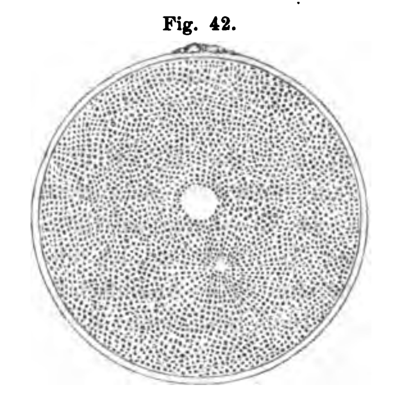


Ei von Asterias glacialis mit den beiden Polzellen und dem von radiären Streifen umgebenen weiblichen Vorkern.

1. Die Furchung.

Wenn die Befruchtung vollzogen und also die Konjugation zwischen Ei und Zoosperm erfolgt ist, erscheint im Dotter ein zweiter Kern, den man männlichen Vorkern nennt, welcher sich wahrscheinlich aus dem Kopfe des Zoosperms gebildet hat (s. Fig. 42). Um den männlichen wie den weiblichen Vorkern tritt eine radiär strahlige Zeichnung im Dotterplasma auf. Der männliche Vorkern bewegt sich nun allmälig von der Peripherie gegen den etwa in der Mitte des Eies gelegenen weiblichen Vorkern (s. Fig. 43) der sich gegen den männlichen Vorkern sofort in Bewegung setzt, sobald er von den Strahlen des letzteren getroffen wird. So nähern sich die beiden Kerne einander, bis sie zu einem einzigen Kerne, dem sogenannten Furchungskerne, verschmelzen (s. Fig. 44). Hierauf beginnt der Prozess der Vermeh-

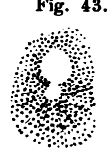
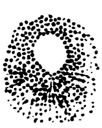
Fig. 42.



Ei von Asterias glacialis mit dem männlichen und weiblichen Vorkern.

rung der Eizelle durch fortgesetzte Theilung, welchen man die „Furchung“ nennt. Zunächst zerfällt das Ei in zwei Kugeln, die schon kleine Differenzen zeigen, weiterhin in vier Kugeln, dann in acht

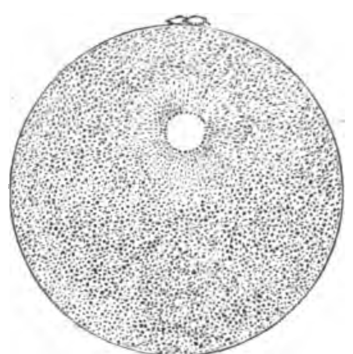
Fig. 43.

Drei successive Stadien in der Verschmelzung des männlichen und weiblichen Vorkerns bei Asterias glacialis.

Kugeln u. s. w., wobei aber stets die kleineren, die sog. Hypoblastkugeln, in der Mitte bleiben, während die grösseren, die Epiblastkugeln, sie ringsum umgeben, bis auf eine kleine kreisförmige Stelle, welche frei bleibt und Blastoporus genannt wird (E. van Beneden's Beobachtungen am Kaninchen-Ei). Der ganze Furchungsprozess ist ca. 70 Stunden nach der Befruchtung beendet. Nach Ablauf des Furchungsprozesses wachsen die Epiblastzellen auch über den Blastoporus weg und bilden nun eine vollkommen geschlossene Lage. Die nächsten Veränderungen bestehen darin, dass zwischen Epi- und Hypoblast ein schmaler Zwischenraum entsteht, welcher unter gleichzeitigem Wachsen des ganzen Eies rasch zunimmt und das Hypoblast vom Epiblast vollkommen abdrängt, bis auf jene Stelle, wo sich ehemals der Blastoporus befunden hatte. So bildet das Ei eine grosse Blase, deren Wand aus einer Lage von Zellen besteht (Epiblastzellen), bis auf jene Stelle, wo die Hypoblastzellen liegen, welche eine kleine linsenförmige Masse darstellen, die dem Epiblast anliegen. Diese Blase heisst die „Keimblase“ oder „Blastodermblase“.

Fig. 44.



Ei von Asterias glacialis nach der Verschmelzung des männlichen und weiblichen Vorkerns.

2. Die Keimblätter.

Während die Keimblase, welche jetzt einen Durchmesser von 0·28 Mm. besitzt (Kaninchen), zu wachsen fortfährt, fängt das Hypoblast an, sich an der Innenfläche des Epiblasts auszubreiten, sodass es flacher wird und seine Linsenform einbüsst. Nur der centrale Theil bleibt verdickt

und besteht aus einer doppelten Zellenlage, welcher einen dunklen kreisförmigen Fleck darstellt: das ist die „Keimscheibe“ oder der „Fruchthof“ (Area germinativa). Während dieser Zeit ist die Keimblase selbst durch Auswachsen des Hypoblasts zweischichtig geworden. Zu Beginn des fünften Tages besteht der Fruchthof aus drei Zellenlagen, von denen aber nach KÖLLIKER die äusserste Lage eine vergängliche Deckschicht darstellt, während die darunter liegende zum Epiblast und die innerste zum Hypoblast wird. (Nach VAN BENEDEN bleibt aber das Epiblast bestehen und bildet späterhin das äussere Keimblatt, während KÖLLIKER's Epiblast bei VAN BENEDEN zum Mesoblast wird; über das Hypoblast sind die Ansichten gleich). Man bezeichnet diese beiden Lagen auch als Entoderm und Ectoderm und diese beiden Schichten stellen die primären Keimblätter vor: 1) das äussere oder Hautblatt („animale Keimblatt“) und 2) das innere oder Darmblatt („vegetative Keimblatt“) (REMAK); sie allein bilden die Grundlage des Körpers und das Material, aus dem sich der Embryo aufbaut.

Die einmal im Fruchthof begonnene Wucherung setzt sich nun weiter fort und als Folge derselben tritt zwischen den beiden primären Keimblättern bald ein drittes, ein mittleres Keimblatt (Mesoderm) auf, wahrscheinlich durch Einwachsen aus dem äusseren Blatte. Diese drei Keimblätter unterscheidet man nach REMAK:

1) als Sinnes- oder sensorielles Blatt (oberes oder äusseres Blatt),
2) als motorisch-germinatives Blatt (mittleres Blatt),
3) als trophisches oder Darmdrüsenblatt (unteres oder inneres Blatt).

Aus diesen drei Blättern wird nun der Embryo in der Weise aufgebaut, dass 1) aus dem Sinnesblatt sich entwickeln: die ganze äussere Haut mit ihren Anhängen: Talgdrüsen, Schweissdrüsen, Haare, Nägel u. s. w., die Nervenenden in der Haut und das Centralnervensystem; 2) aus dem motorisch-germinativen Blatt: Knochen, Muskeln, periphere Nerven, Bindesubstanzen, Blutgefässe, Harn- und Geschlechtsorgane; 3) aus dem Darmdrüsenblatt: das gesammte Epithel des Darmrohres und dessen Ausstülpungen, Lungenepithel, Blasenepithel und Darmanhangdrüsen.

3. Der Aufbau des Embryo aus den Keimblättern.

Um den Aufbau des Embryo aus den drei Keimblättern verstehen zu können, ist es vortheilhaft, den ausgebildeten Wirbelthierkörper des Menschen so zu betrachten, wie er in seiner einfachsten Form sich darstellen würde (und wie er thatsächlich noch durch den Amphioxus lanceolatus vertreten ist). Hiernach erscheint der Körper in Gestalt von zwei geraden Röhren, die in ihrer ganzen Länge in ihrer Berührungslinie fest mit einander verwachsen und über einander gelegen zu denken sind. Das

untere Rohr ist weiter und es entspricht sein Lumen dem Lumen des Darmrohres, dessen Wand aus einer Anzahl von konzentrischen Schichten gebildet wird, die von innen nach aussen folgende sind: Darmschleimhaut, Darmmuskelhaut, Darmserosa, Rumpfserosa (viscerales und parietales Mesenterialblatt), Rumpfmuskeln- und Knochen und Rumpfhaut der Bauchseite. Das obere Rohr ist enger und sein Lumen entspricht dem Lumen des Centralkanales des Centralnervensystems, dessen Wand, von innen nach aussen gerechnet, aus folgenden konzentrischen Schichten besteht: Rückenmark, Rückenmarkshäute, Wirbelkanal, Rumpfmuskeln und Rückenhaut der Rückenseite. Die ganze Anlage ist bilateral symmetrisch und in der Längsaxe metamer gebaut, d. h. sie besteht aus hinter einander folgenden gleichartigen Segmenten (Wirbel, Rückenmarkstück, Rippe, zugehöriger Nerve, Muskeln, Gefässe!). Der Aufbau geschieht nun in folgender Weise:

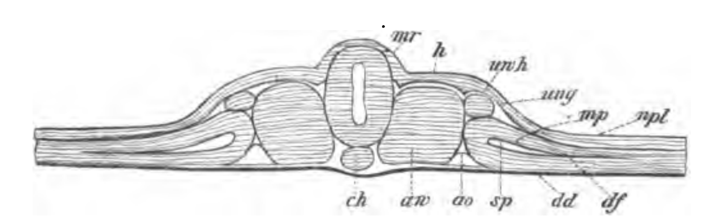
a) Aeusseres Keimblatt.

Indem sich die Keimscheibe durch Zellenwucherung peripher ausbreitet, unterscheidet man bald an derselben eine hellere Mitte und einen dunkleren Rand. Die hellere Mitte wird der helle Fruchthof, Area pellucida, der dunklere Rand der dunkle Fruchthof, Area opaca, genannt. Zugleich geht die Gestalt des kreisrunden Fruchthofes in eine ovale oder eiförmige über: das eine Ende ist breiter und mehr rund, das andere schmäler und mehr spitz. In der Mitte des hellen Fruchthofes erscheint nun ein grosser ovaler Fleck, der sich bald deutlich abgrenzt und als ein ovaler Schild hervortritt, der von zwei Ringen, dem Reste des hellen und dem ganzen dunklen Fruchthofe umgeben ist. Dieser schildförmige Fleck ist der Urkeim oder die Embryonalanlage (Remak's Doppelschild). Die ovale Gestalt des Urkeimes bedingt auch schon einen Unterschied zwischen Vorn und Hinten: die abgerundete Partie der Embryonalanlage entspricht dem vorderen oder Kopfende, die spitzere Partie dem hinteren oder Schwanzende.

In der Axe des dunklen Schildes (auf der äusseren Fläche des oberen Keimblattes) und zwar an seinem schmäleren Hinterende bemerkt man nun eine feine Rinne, die „Primitivrinne“, welcher sich nach vorn die „Rückenfurche“ anschliesst. Zu beiden Seiten von dieser Furche entstehen dadurch, dass das äussere Keimblatt rechts und links von der Furche eine leistenförmige Verdickung bildet, zwei Leisten, welche die Rücken- oder Markwülste heissen. Während dieser Entwicklung bekommt der Urkeim eine sehr charakteristische leierförmige oder sohlenförmige Gestalt, die er eine Zeit lang beibehält. Die Sohlenform nimmt der Urkeim des Menschen etwa in der zweiten Woche seiner Entwicklung an; am Ende dieser Woche besitzt er die Länge von einer Linie.

Indem sich die Rückenwülste immer mehr erheben und sich von dem peripheren Theile des äusseren Keimblattes, den „Hornplatten“, abschnüren, werden sie zu den „Medullarplatten“, die sich zu einander gegen die Mittellinie krümmen und über der Furche mit einander zum „Medullarrohr“ verwachsen, über welches die Hornplatten von einer Seite zur anderen herübergehen. In Fig. 45 (Querschnitt durch den Urkeim [von einem bebrüteten Hühnchen am zweiten Brütetage]) sieht man das Medullarrohr (*mr*) im Querschnitt. Das Medullarrohr ist die

Fig. 45.



Querschnitt durch den Urkeim eines bebrüteten Kaninchens vom zweiten Brüttage.

Uranlage des Centralnervensystems, aus demselben entwickeln sich Gehirn, Rückenmark und die Wurzeln der peripheren Nerven, sein Lumen wird zum Centralkanal mit seinen Fortsetzungen dem Aquaeductus Sylvii und den Hirnventrikeln. Aus den Hornplatten (*h* Fig. 45) entwickelt sich die gesammte Epidermis des Körpers, die Hornbildung (Nägel, Federn), alle Hautdrüsen mit Einschluss derjenigen, welche in die Mundhöhle münden, wie die Speicheldrüsen u. s. w. und die epitheliale Auskleidung der Mundhöhle, der Nasenhöhle, des Ohrlabyrinths und der drüsige Theil der Hypophysis cerebri.

b) Mittleres Keimblatt.

Zur Zeit, wo im äusseren Keimblatte eben die Primitivrinne bemerkbar wird, beginnen auch im mittleren Keimblatte Veränderungen, welche darin bestehen, dass dasselbe in die Urwirbelplatten (*uw*) und in die Seitenplatten geschieden wird. Die Seitenplatte spaltet sich weiter in die mit der Hornplatte *h* in Verbindung bleibende „Hautfaserplatte“ *npl* und die mit dem Darmdrüsenblatte sich vereinigende „Darmfaserplatte“ *df.* Zwischen der Haut- und der Darmfaserplatte bleibt ein feiner Spalt *sp*, der die erste Andeutung der Pleuroperitonealhöhle darstellt. Die Verbindungsstelle von Haut- und Darmfaserplatte heisst „Mittelplatte“ *mp* (Gekrösplatte). An die Mittelplatte einerseits und die Urwirbelplatten andrerseits grenzen hier die primitiven Aorten *ao* und die Urnierengänge *ung.* Diese Lücken verlaufen als

zwei lange Kanäle durch den ganzen Randtheil des Embryo, gehen am hinteren Ende desselben bogenförmig in einander über und ebenso vorn in der Lücke, wo sich das Herz entwickelt.

Aus den Urwirbelplatten, welche indess so gewuchert sind, dass sie über die halbe Höhe des Medullarrohres reichen, entwickeln sich die „Urwirbel“ durch queren Zerfall der Urwirbelplatte in einzelne Stücke. Die Urwirbel stellen die Anlage für die Wirbelsäule und ihre Muskeln, nicht aber für die Nervenwurzeln dar. Die Urwirbel, welche ursprünglich solid aus Zellen zusammengesetzt sind, entwickeln später im Inneren eine Höhle, wodurch eine Urwirbelblase entsteht, von deren unterer Wand her eine Zellenwucherung beginnt, die bald die ganze Höhle ausfüllt, nachdem sich vorher die obere Wand der Höhle als Muskelplatte von dem Rest, dem eigentlichen Urwirbel abgelöst hat. Die eigentlichen Urwirbel umwachsen nun die Chorda (s. unten) und das Medullarrohr, bis eine dünne Lamelle, die von den eigentlichen Urwirbeln ausgeht und zwischen Mark und Hornblatt wuchert, das Medullarrohr völlig einschliesst, wodurch die häutigen Wirbelbogen oder die Membrana reuniens superior entsteht, während die Umwachsung der Chorda von den tieferen Theilen der eigentlichen Urwirbel ausgeht und zwar zuerst von der unteren Seite, später durch ein dünnes, zwischen sie und das Medullarrohr hineinreichendes Blatt. Die äussere Scheide der Chorda entwickelt ferner die Wirbelkörper, während aus den häutigen Bogen die knorpeligen Bogen entstehen, in denen sich bald durch Differenzirung die hinteren und vorderen Nervenwurzeln, sowie die Spinalganglien bilden. Die häutige Wirbelsäule, welche, nach der völligen Umwachsung der Chorda und des Medullarrohres entstanden, ungegliedert war, erhält jetzt eine Gliederung in der Weise, dass die Mitte eines jeden eigentlichen Urwirbels eine Trennungslinie zeigt, deren zwei aufeinanderfolgende den definitiven Wirbelkörper einschliessen, sodass jeder Wirbelbogen aus der hinteren Hälfte des vorhergehenden und der vorderen Hälfte des folgenden Urwirbels besteht, wozu jedesmal der Bogen des vorhergehenden Urwirbels gehört. Auf die Anlage der bleibenden Wirbel folgen weitere wichtige Veränderungen, welche zur Bildung der Rücken- und Bauchwand des Embryo führen (s. unten).

Die Bildung des Gefässsystems geschieht in folgender Weiss: Die Anlage des Herzens ist anfangs eine paarige; die beiderseitigen Anlagen liegen beim Säuger (Kaninchen) erst ziemlich weit von einander, rücken allmälig unter dem Darme zusammen und kommen unter demselben zur Vereinigung, wo sie dann im Anfang ein gestrecktes Rohr bilden. Bei weiterer Ausbildung erscheint das Herz S-förmig gekrümmt und es sieht der venöse Theil nach unten und links, der arterielle nach oben und rechts. Aus dem oberen Theile des Herzens entspringen zuerst zwei

Arcus aortae, die nach oben und dann längs der späteren Wirbelsäule sich nach hinten wenden, um sich zu einem kurzen unpaaren Aortenstamme (Aorta principalis) zu verbinden, aus der bald wieder die beiden primitiven Aorten hervorgehen, die der Chorda entlang zum hinteren Ende des Embryo verlaufen. Auf diesem Wege geben sie 4—5 Aeste, die Arteriae omphalo-mesentericae ab, die zum Fruchthof gelangen und dort mit den Enden der primitiven Aorten ein oberflächliches Gefässnetz bilden, aus dessen Randtheilen sich eine starke, an der Peripherie des Fruchthofes verlaufende Vene, die Vena terminalis, sammelt, die mit zwei Aesten am Kopfe des Embryo umbiegt, welche als Venae omphalo-mesentericae in das hintere Ende des Herzens einmünden. Diese Gefässe bleiben anfangs auf den Fruchthof (Area opaca oder Area vasculosa) beschränkt, später dehnen sie sich auf die Keimblase, reps. den Dottersack (s. unten) aus und haben die Aufgabe, Nahrungsmaterial aus dem Dottersacke dem Embryo zuzuführen.

Beim Hühnchen beginnt schon zwei Tage nach der Bebrütung das Herz seine Pulsationen zu einer Zeit, wo es noch ganz aus Zellen besteht und wo von Muskelfasern noch nichts zu sehen ist.

Ueber die Entwicklung der Urnierengänge weiter unten, ebenso über die weiteren Schicksale der Haut- und der Darmfaserplatte.

c) Inneres Keimblatt.

Sehr früh erscheint in der Axe des inneren Keimblattes ein im Querschnitt rundliches Organ (Fig. 45 *ch*), das in der Flächenansicht als cylindrischer Stab auftritt: das ist die erste Anlage des „Axenstabes“, der „Chorda dorsalis“, der ersten Anlage für die Wirbelsäule. Weitere Veränderungen erleidet das innere Keimblatt erst, wenn das Herz und die ersten Gefässe angelegt sind. Es zeigt sich nämlich eine rinnenförmige Vertiefung in der Mittellinie des Urkeimes, unmittelbar unter der Chorda, die man die „Darmrinne“ oder „Darmfurche“ nennt. Diese Darmrinne vertieft sich allmälig und ihre erhabenen Ränder wachsen in ähnlicher Weise auf einander zu, wie es bei der Bildung des Medullarrohres der Fall gewesen ist, um hier das Darmrohr zu bilden. Da die Darmfaserplatte dem Darmdrüsenblatt fest anliegt, so macht jenes die Krümmung mit und es besteht sonach das Darmrohr aus den beiden entsprechenden Schichten, von denen die innere zum Epithel, die äussere zur Darmmuskulatur wird. Der Schluss des Rohres geschieht zunächst noch nicht in der ganzen Ausdehnung, sondern nur am Kopfende, wodurch die Kopfdarmhöhle (Vorderdarm, Anlage für den Schlundkopf) und am Beckenende, wodurch die Beckendarmhöhle (Hinterdarm), die beide blind endigen, entstehen, während im Mitteltheile (Mitteldarm) die Anlage des Darmes in eine in der Mitte weit offene Halbrinne

übergeht. Die beiden Blätter der offenen Darmrinne gehen unmittelbar in dieselben Lamellen des Fruchthofes über, um sich am Rande desselben in das ursprünglich innere Blatt der Keimblase fortzusetzen. So bilden das gesammte Darmdrüsenblatt des Embryo und des Fruchthofes, sowie der Rest des ursprünglichen inneren Blattes der Keimblase eine zusammenhängende Blase, von welcher der centrale, im Embryo gelegene Theil zum Epithel des Darmrohres, der periphere, ausserhalb des Embryo gelegene Theil zum Epithel des Dottersackes oder der Nabelblase wird (s. Fig. 46 u. 47 *ds* Dottersack). Indem nun weiter die Darmfaserplatte, welche dem Darmdrüsenblatt nur soweit auflag, als der Fruchthof reichte, wuchert, bekommt auch der Dottersack zwei Schichten, die äussere von der Darmfaserplatte und die innere, schon erwähnte von dem ursprünglichen, inneren Blatte der Keimblase als Fortsetzung des Darmdrüsenblattes. Mit dem ferneren Wachsthum des Embryo schliesst sich die offene Halbrinne im Mitteldarm und schnürt sich der Darm immer mehr von dem Dottersack ab, bis er, an Grösse abnehmend, schliesslich, wenn die Darmwand sich vollkommen geschlossen hat, nur als ein kleines Bläschen (Nabelbläschen) erscheint, das mit dem Darmrohr durch einen engen Gang, den „Dottergang“ (Ductus omphalo-mesentericus) in Verbindung steht. Unterdess zieht sich die hintere Wand der Darmrinne in der Mittellinie zu einer senkrechten Scheidewand aus, welche die Anlage des Mesenteriums bildet.

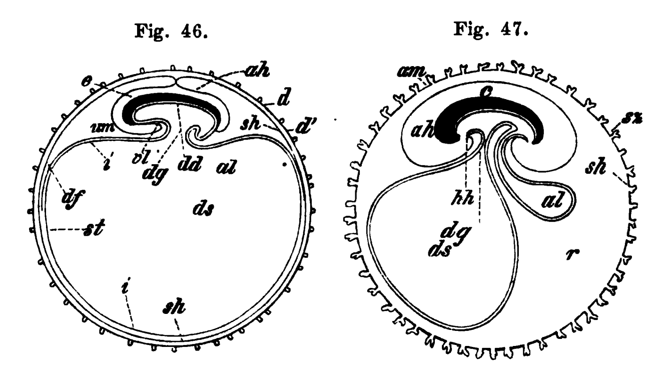
4. Die Bildung der Eihüllen.

Wenn man einen Uterus aus dem vierten Schwangerschaftsmonate öffnet, so findet man in demselben eine Blase, die an einer Stelle mit der Uteruswand fest verwachsen ist. Die Blase enthält den Embryo, der von den Eihüllen umgeben ist. Die Schleimhaut des Uterus selbst ist stark verdickt und bildet die Membrana decidua vera, während die äusserste Hülle des Eies die Decidua reflexa darstellt. Beide Deciduae setzen sich auf den Theil der Uterusinnenfläche, wo das Ei festgewachsen ist (Decidua serotina) als Placenta uterina fort, wo sie mit der Placenta foetalis (Theil des Chorion) den Mutterkuchen, Placenta, im weiteren Sinne bilden. Von aussen nach innen betrachtet folgt auf die Decidua reflexa das Chorion, eine Membran, die das Ei vollständig umgiebt und die man als Chorion frondosum und Chorion laeve unterscheidet. Das Chorion frondosum trägt baumförmig verzweigte Zotten, die als Placenta foetalis in die Placenta uterina eingreifen; das Chorion laeve, ursprünglich für glatt gehalten, trägt ebenfalls kleinere und weniger zahlreiche Zotten, durch welche das Chorion mit der Decidua reflexa fest verbunden ist. Auf das Chorion folgt das Amnion, das eine grosse

Höhle umschliesst, in welcher der Embryo in dem Amnion- oder Fruchtwasser am Nabelstrange, auf den sich das Amnion an der Placenta fortsetzt, frei flottirt. Gegen Ende der Schwangerschaft hat sich die Blase so ausgedehnt, dass sie überall die Uterinwand erreicht. Die Hüllen sind alle sehr verdünnt, mit einander fest verklebt und stellen schliesslich eine ganz dünne Blase dar, die beim Geburtsakte zum Muttermunde hervortritt und reisst.

Decidua vera und reflexa bilden sich, wenn das befruchtete Ei in den Uterus gelangt ist, durch Wucherung der Uterusschleimhaut, die von allen Seiten her das Ei umwächst (Decidua reflexa); die in loco gewucherte Uterinschleimhaut ist die Decidua vera.

Entstehung des Amnion. Mit dem zunehmenden Wachsthum des Embryo entsteht das Bestreben desselben, sich von der Keimblase abzuschnüren. Wenn nun im mittleren Keimblatte die Sonderung der Seitenplatten in die Haut- und Darmfaserplatten erfolgt ist, so hebt sich im ganzen Umkreise des Embryo die Hornplatte sammt der mit ihr ver-

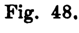


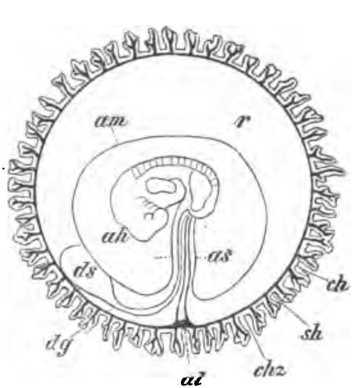
Bildung der Eihüllen.

wachsenen Hautfaserplatte von der Darmfaserplatte ab und bildet eine wallartige Falte, die sog. Amnionfalte (s. Fig. 46 *um*), die freien Kanten krümmen sich nun über den Rücken des Embryo und wachsen in der Mittellinie zusammen (Fig. 47). So entsteht eine den Embryo überall umgebende Blase, das „Amnion“. Das äussere Blatt der Amnionfalte bildet nun mit dem äusseren Blatte der Keimblase *sh* (Fig. 46) eine ebensolche geschlossene Blase, die das Amnion überall einschliesst und „seröse Hülle“ genannt wird. Die seröse Hülle legt sich mit ihrer äusseren Oberfläche der ursprünglich äusseren Eihaut (Zona pellucida) an, verwächst mit dieser, wodurch das „Chorion“ entsteht.

Entstehung der Allantois. Zur Zeit, wo das Amnion vollkommen geschlossen ist, entsteht hinter dem Ductus omphalo-mesentericus aus der Wand des Hinterdarmes als eine Fortsetzung dieses letzteren eine Blase,

die man „Allantois“ oder „Harnsack“ (v. Baer) nennt (*al.* Fig. 47 u. 48) und die für die weitere Ernährung des Embryo von hervorragendster Bedeutung ist. Die innere Schicht der Allantois stammt vom Darmdrüsenblatt, die äussere von der Darmfaserplatte. Die Allantois wuchert weiter, umwächst das Amnion und gelangt an die Innenwand des Chorion, mit der sie innig verschmilzt. Der Stiel der Allantois heisst der „Urachus“ oder „Harngang“ (Anlage der Harnblase); ein Theil desselben, der später obliterirt, bildet das Ligamentum vesicae medium, das beim Erwachsenen vom Scheitel der Harnblase bis zum Nabel reicht. In die Allantois treten zwei Arterien ein, die Enden der primitiven Aorten, welche von da an Aa. umbilicales heissen. Dieselben bilden in den Chorionzotten, der Placenta foetalis, ein stark entwickeltes Kapillarsystem, das mit einem gleichen Kapillarsystem in der Uterinschleimhaut, der Placenta uterina, in endosmotischem Verkehr steht, derart, dass der Embryo auf diesem Wege die für Athmung und Ernährung nothwendigen Bestandtheile aus dem mütterlichen Blute erhält.


Fig. 48.



Entstehung der Allantois.

Placenta foetalis und Placenta uterina bilden zusammen den „Mutterkuchen“ (s. S. 428). Mit der Entwicklung dieses neuen Ernährungsweges verliert die Nabelblase ihre Bedeutung als Nahrungsmagazin vollständig und schrumpft zu einem kleinen Bläschen (*ds* in Fig. 48) zusammen. Aus der Placenta foetalis sammelt sich das Blut, welches hellroth, arteriell ist, zu der unpaaren Vena umbilicalis, die zusammen mit den venae omphalo-mesentericae in einen Behälter münden, der mit dem venösen Theile des Herzens in Verbindung steht.

Der Mutterkuchen kommt nur den höheren Säugethieren zu; von den drei Hauptgruppen der Säugethiere besitzen die beiden niederen Gruppen, die Schnabelthiere und die Beutelthiere, keinen Mutterkuchen, sondern die Allantois bildet, wie bei den Vögeln und Reptilien, eine einfache, mit Flüssigkeit gefüllte Blase.

5. Bildung der Rücken- und Bauchwand.

Die Rückenwand bildet sich in folgender Weise: Ursprünglich liegt auf der Rückenseite direkt unter der Hornplatte das Medullarrohr, das sich aus dem mittleren Theile des äusseren Keimblattes gebildet hatte. Später wachsen die Urwirbelplatten zwischen Hornplatten und Medullar-

rohr von beiden Seiten hinein, um über dem Markrohr in einer Naht zu verwachsen, die mit der Mittellinie des Rückens zusammenfällt. So wird das Medullarrohr von dem Wirbelrohr umschlossen und kommt ganz nach innen zu liegen, während hiermit die Bildung der Rückenwand beendet ist. Die Bildung der Bauchwand geht in ähnlicher Weise vor sich. Die Hautfaserplatten, welche mit der Hornplatte die oben beschriebenen Amnionfalten bilden, krümmen sich nämlich gegen die Bauchseite hin sehr stark und wachsen einander von rechts und links entgegen. Zur Zeit, wo sich das Darmrohr schliesst, tritt auch die Schliessung der Bauchwand ein, indem die entsprechenden Theile von allen Seiten her sich im „Nabel" vereinigen. So bildet sich eigentlich ein doppelter Nabel, der Darmnabel und der Hautnabel. Der erstere ist die definitive Verschlussstelle der Darmwand, durch welche die Kommunikation zwischen der Darmhöhle und der Nabelblase aufgehoben wird; der letztere ist die Verschlussstelle der Bauchwand, welche beim erwachsenen Menschen als Grube sichtbar bleibt. Zwischen beiden bleibt ein Raum, durch den man in die Pleuroperitonealhöhle gelangt und durch den der Urachus herauskommt.

Die Urwirbelplatten, welche bisher von den Seitenplatten getrennt waren, vereinigen sich mit denselben wieder und es beginnen die Muskelplatten, die Spinalnerven und die Wirbelbogen (Theile, die sich aus den Urwirbelplatten gebildet haben) in die Hautfaserplatte der Bauchwand so hineinzuwachsen, dass sie die Hautfaserplatten in einen äusseren dickeren, und einen inneren dünneren Theil spalten. So besteht die Bauchwand aus folgenden Schichten: 1) der Hornplatte, 2) dem äusseren dickeren Theile der Hautfaserplatte oder der Anlage der Cutis, 3) der Muskelplatte oder der Anlage der visceralen Muskeln (Intercostales etc.), 4) und 5) der Anlage der Rippen und der Nn. intercostales, 6) dem inneren dünneren Theile der Hautfaserplatte oder der Anlage der Serosa der Pleuroperitonealhöhle.

Die Bildung der Rücken- und Bauchwand verläuft also in ganz ähnlicher Weise: auf der Rückenseite entsteht zuerst aus dem äusseren Keimblatte das Medullarrohr, um welches sich konzentrisch aus den Urwirbelplatten das Wirbelrohr herumlegt; der Verschluss erfolgt in der Rücken-Mittellinie. Auf der Bauchseite entsteht ebenso aus dem inneren Keimblatte das Darmrohr, um das sich ebenfalls konzentrisch die Bauchwand herumlegt. Die Wirbelsäulenanlage resp. Chorda dorsalis ist der feste Stab, an den diese doppelt-röhrenförmige Anlage des Wirbelthierkörpers festgeheftet ist. Auf diese Weise erhalten wir den Embryo in jener einfachen, schematischen Form, die wir des besseren Verständnisses halber als einfachste Wirbelthierform oben eingeführt haben.

6. Die definitive Entwicklung des Individuums.

Die bisher betrachteten Entwicklungsvorgänge nehmen nur den kleinsten Theil der Entwicklungszeit in Anspruch, welche das Ei bis zur Geburt zu durchlaufen hat. So fand man z. B. bei einem dreiwöchentlichen menschlichen Ei das Amnion vollständig geschlossen, den Dottergang sehr eng und die übrigen Theile dementsprechend entwickelt. Da bis zur völligen Entwicklung des menschlichen Eies 40 Wochen verfliessen, so gehen in der übrigen Zeit alle die Bildungen vor sich, welche aus jenem einfachen Wirbelthiere das entwickelte Individuum in seiner vielfachen Gliederung herstellen. Den Nahrungskanal hatten wir oben in dem Zustande verlassen, als er in seiner ganzen Ausdehnung bis auf seinen Nabel geschlossen war; er besteht in diesem Zustande aus dem Kopf- oder Vorderdarm, dem Mitteldarm und Becken- oder Hinterdarm. Zu seiner vollen Ausbildung fehlt demselben zunächst noch ein Kopf- und Schwanzende, wodurch er erst zu einem vom Kopf bis zum Schwanz den Körper durchziehenden Kanal wird. Die Mund- und Afteröffnung bilden sich von der äusseren Haut her; es entsteht nämlich in der Hornplatte, an der Stelle, wo später der Mund liegt, eine Grube, welche immer tiefer wird und der blind endigenden Kopfdarmhöhle entgegenwächst; diese Grube ist die Mundgrube. In derselben Weise entsteht am Schwanzende von aussen her die Aftergrube, welche dem blind endigenden Hinterdarme entgegenwächst. Wenn Mund- und Aftergrube den Kopf- und Beckendarm erreicht haben und sich kontinuirlich in den Darm fortsetzen, ist der Nahrungskanal in seiner ganzen Ausdehnung entwickelt.

An dem Nahrungskanal gehen weitere Veränderungen vor, die vom Kopf- zum Afterende betrachtet werden sollen. Zu beiden Seiten des Kopfes nämlich bilden sich rechts und links in der Seitenwand der Kopfdarmhöhle mehrere Paare sackförmiger Ausbuchtungen, welche schliesslich die Wand durchbrechen und so zu Spalten werden, welche die „Kiemenspalten" heissen. Indem sich die Kopfdarmwand zwischen je zwei Kiemenspalten verdickt, entstehen bogen- oder sichelförmige Leisten, welche man Kiemenbogen („Visceralbogen") nennt; die Zahl der Kiemenbogenpaare beträgt bei dem Menschen vier (die Bildung der Kiemenbögen bezeichnet das Stadium der Fischtypusentwicklung des Eies). Diese Kiemenbögen, welche bei den Fischen bleibend sind und der Athmung dienen, verwachsen später wieder und verwandeln sich theilweise in die Kiefer, theilweise in das Zungenbein und die Gehörknöchelchen. Das oberste Kiemenbogenpaar verwandelt sich in den Unterkiefer und es wird dadurch, dass dieses Paar in den Raum der Mundhöhle zwei sich entgegenwachsende Aeste sendet, die sich zum Oberkiefer und Gaumen entwickeln, die ursprüngliche Mundhöhle in die Mund- und Nasenhöhle geschieden (kommt das Zusammenwachsen jener Aeste nicht vollkommen zu Stande, so entsteht Hasenscharte, Wolfsrachen u. s. w.). Durch weitere Entwicklung entsteht aus dem gerade gestreckten Darmrohre das gewundene Darmrohr mit Magen und Darmschlingen, wie es sämmtliche höhere Thiere besitzen.

Aus dem Darmrohre bilden sich endlich sämmtliche Drüsen, welche im entwickelten Zustande mit dem Darmkanal kommuniziren oder früher mit demselben verbunden gewesen sind, nämlich Lunge, Leber, Pankreas und Darmdrüsen. Diese Gebilde entstehen als wahre Ausstülpungen der Darmwand, sodass ihre Epithelbekleidungen und Parenchymzellen Fortsetzungen des Darmepithels (aus dem Darmdrüsenblatte) sind, während ihre übrigen Gewebselemente, entsprechend der Darmmuskulatur, aus der Darmfaserplatte stammen. Auf dieselbe Weise sind auch Thymus und Schilddrüse entstanden; sie schnüren sich später von dem Darmrohr vollständig ab und erscheinen so ohne Ausführungsgang. Milz und Lymphdrüsen entwickeln sich nicht aus dem Darmdrüsenblatte, sondern aus dem mittleren Keimblatte.

Das Herz hatten wir oben als einen S-förmig gekrümmten Kanal sich entwickeln sehen (15—18 Tage alter Embryo), der mit dem Fruchthofkreislauf als dem ersten Embryonalkreislauf („Dottersackkreislauf") in Verbindung gestanden hatte. Dieser erste Kreislauf verlor seine Bedeutung und verödete, als die Allantois und mit ihr der zweite Blutkreislauf („Placentarkreislauf") des Embryo entstanden waren, durch welch' letzteren ein Austausch mit dem mütterlichen Blute unterhalten wird. Der Placentarkreislauf besteht vom Anfange des dritten Monats bis zum Ende des Fötallebens. Bei weiterer Entwickelung krümmt sich nun das S-förmige Herz so, dass die venöse Krümmung (s. oben) von links nach rechts gegen die Aorta rückt und etwas hinter dieselbe zu liegen kommt. An diesem Herzen unterscheidet man jetzt schon drei aufeinander folgende und nacheinander pulsirende Erweiterungen oder Abtheilungen: den Venensack, die Kammer und den Aortenbulbus. Die Kammer zerfällt bald durch eine Scheidewand in die linke und rechte Herzkammer; später folgt eine ebensolche Theilung des Venensackes in die linke und rechte Vorkammer, die aber noch durch das Foramen ovale mit einander kommuniziren. Der Aortenbulbus theilt sich durch eine Längsscheidewand in die Arteria pulmonalis und Aorta, nachdem vorher aus dem einfachen Bulbus soviel Aortenbögen entstanden waren, als Kiemenbögen vorhanden sind („Kiemengefässbogen"). Es sind dies also im Ganzen fünf solcher Gefässbogenpaare, von denen die zwei obersten (erstes und zweites Paar) wieder vergehen, während aus den drei bleibenden Paaren (welche alle nach hinten umbiegen, der Chorda entlang zuerst getrennt, später als Aorta vereinigt nach hinten laufen und sich in die Aa. iliacae communes theilen), die Gefässe sich in folgender Weise entwickeln: Das erste (oberste) Bogenpaar wird rechts zum Truncus anonymus, links zu den beiden Subclaviae; von dem zweiten Bogenpaar wird der linke Bogen zum Aortenbogen, der sich mit der ursprünglichen Aorta descendens verbindet, der rechte Bogen verschwindet; von dem dritten Bogenpaar schwindet der rechte Bogen vollständig, der linke Bogen wird zur A. pulmonalis, die in zwei Lungenäste getheilt in die Lunge eintritt; der linke dieser beiden Aeste giebt ein

Verbindungsrohr zum Arcus Aortae ab, den Ductus Botalli. Endlich rückt der Aortenbulbus so auseinander, dass der Truncus arteriosus in die Aorta, die aus der linken Kammer und in die A. pulmonalis, die aus der rechten Kammer kommt, getrennt wird. Das Blut kann daher aus dem rechten Herzen, ohne die Lungen zu passiren, durch das Foramen ovale und den Ductus Botalli in die Aorta gelangen. Erst nach der Geburt entsteht der dritte, postembryonale Kreislauf, der durch das ganze Leben bleibt, indem das Foramen ovale und der Ductus Botalli sich schliessen und alles Blut durch die Art. pulmonalis in die Lungen geht, um erst dann in die linke Kammer und die Aorta zu gelangen.

In entsprechender Weise hat sich das Venensystem entwickelt. Zunächst besitzt der Embryo vier Venen, zwei vordere, die Vv. jugulares, die das Blut aus dem Kopftheil und zwei hintere, die Kardinalvenen, die das Blut aus dem Hintertheil zum Herzen zurückführen. Diese stehen mit der Nabelvene in folgender Verbindung: die V. umbilicalis, die das Blut aus dem Mutterkuchen zum Embryo zurückführt, tritt in die V. omphalo-mesenterica ein, die in sehr frühem Stadium schon von der Leber umfasst wird, nachdem vorher eine kleine Darmvene, eine V. mesenterica, in sie eingetreten ist. In der Leber entwickelt sich nun ein Gefässsystem, das ihr Blut zuführt und von ihr fortführt. Ersteres ist die Pfortader, die, wenn die V. omphalo-mesenterica schwindet, als Fortsetzung der Darmvenen (jene kleine V. mesenterica) erscheint. Die V. omphalo-mesenterica sendet ausserdem einen direkten Verbindungszweig zur Hohlvene, den Ductus venosus Arantii. Die Hohlvene hat sich mittlerweile neu gebildet und die Reste der Kardinalvenen, die sich zusammen mit dem Wolff'schen Körper zurückbilden, sind die V. azygos und V. hemiazygos.

Kreislauf des Foetus. Die Nabelvene führt das in der Placenta arteriell gewordene Blut in die V. omphalo-mesenterica, von wo es direkt durch den Duct. venosus Arantii und indirekt durch das Pfortadergebiet der Leber zur Hohlvene und zum rechten Herzen gelangt. Vom rechten Herzen fliesst es durch die Art. pulmonalis und den Duct. Botalli, sowie durch das Foramen ovale in die Aorta. Der weitere Weg führt durch die Aorta descendens in die Aa. iliacae, aus denen die beiden Aa. umbilicales entspringen, welche Blut zur Placenta wieder zurückführen, während ein anderer Weg durch die Körpervenen zum rechten Herzen führt.

Harn- und Geschlechtsorgane. Die oben geschilderten Urnieren, auch Wolff'sche Körper genannt, haben mit der bleibenden Niere nichts zu thun, obgleich sie Harn absondern, den sie durch ihre Ausführungsgänge (Wolff'sche Gänge) in die Allantois ergiessen. Der Urachus, der Stiel der Allantois, eine Fortsetzung der Darmwand, erweitert sich in seinem Ursprung zur Harnblase, die durch einen kurzen Gang mit dem Darme in Verbindung bleibt. Nach Schluss des Hautnabels wird der in der Bauchhöhle zurückbleibende Theil des Urachus zum Ligamentum vesicale medium. Die bleibenden Nieren entwickeln

sich nun als eine hohle Ausstülpung (?) der hinteren Harnblasenwand nach innen von dem WOLFF'schen Körper aus einer Epithel- und Faserschicht; ebenso entstehen die Uretren als Sprossen aus dem WOLFF'schen Gange.

Die inneren Geschlechtsorgane sind hermaphroditisch angelegt. An der inneren Seite der WOLFF'schen Körper und im Zusammenhange mit diesen entwickelt sich selbstständig die Geschlechtsdrüse (Hoden oder Eierstock), die beide gleich beschaffen und durch besondere Ausführungsgänge (MÜLLER'sche Gänge) ebenfalls in das untere Ende der Harnblase münden. Beim männlichen Geschlechte vergeht der MÜLLER'sche Gang wieder bis auf einen kleinen Rest, der zum Uterus masculinus und der Vesicula prostatica wird; die Geschlechtsdrüse dagegen tritt mit einem Theile des WOLFF'schen Körpers in Verbindung, der zum Nebenhoden wird, während der WOLFF'sche Gang sich zum Samenleiter umbildet, an dessen unterem Ende sich als Auswüchse die Samenbläschen entwickeln. Beim weiblichen Geschlechte dagegen verschwindet der WOLFF'sche Körper und sein Gang vollständig bis auf den kleinen Rest, der zum Nebeneierstock wird, während die MÜLLER'schen Gänge zu eigentlichen Geschlechtsgängen werden, indem sie mit ihren unteren Enden zur Scheide und zum Uterus verschmelzen, während die oberen Theile getrennt bleiben und zu Eileitern werden. Der unterste Theil des Urachus oder der späteren Harnblase, in den die Oeffnungen der Harn- und Geschlechtsorgane münden, heisst der Sinus urogenitalis.

Die äusseren Geschlechtsorgane entwickeln sich folgendermaassen: In der vierten Woche zeigt sich am hinteren Leibesende eine einfache Oeffnung, welche die gemeinsame Mündung des Urachus, resp. der Harnblase und des Darmes, die man Kloake nennt, enthält. In der sechsten Woche erhebt sich vor der Kloakenmündung ein einfacher Wulst, als Geschlechtshöcker mit zwei Geschlechtsfalten. Der Geschlechtshöcker wird grösser und zeigt an seiner unteren Seite eine zur Kloake verlaufende Furche, die Geschlechtsfurche. Durch das Perinäum wird nun die Kloake in die Afteröffnung und die Harngeschlechtsöffnung getrennt. Beim männlichen Geschlecht bildet sich aus dem Geschlechtshöcker der Penis, aus den Geschlechtsfalten unter gleichzeitigem Verschluss der Geschlechtsfurche das Scrotum, in dem die Raphe, Naht, die Stelle der Verwachsung der Geschlechtsfurche anzeigt. Die Harnröhre, welche an der Spitze des Penis mündet, entsteht dadurch, dass ein an der unteren Seite des Geschlechtshöckers befindliche Rinne sich zum Kanal schliesst; den hinteren Theil dieses Kanales bildet der Sinus urogenitalis. Im achten Monate der Schwangerschaft erfolgt der Descensus testiculorum in das Scrotum, dessen Detail in den anatomischen Lehrbüchern beschrieben wird. — Beim weiblichen Geschlechte

bleibt die Geschlechtsfurche offen, ihre Falten werden zu den grossen Schamlippen, der Geschlechtshöcker wird zur Clitoris, die Ränder seiner Rinne zu den kleinen Schamlippen. Der Sinus urogenitalis verkürzt sich und in ihn münden die kurze Harnröhre und die Vagina.

Centralnervensystem. Das Medullarrohr, dessen Zellen stark wuchern, wird zum langgestreckten Centralnervensystem (der restirende Kanal ist der Canalis centralis medullae spinalis), an dessen Kopfende schon sehr früh zwei Einschnürungen zu sehen sind, wodurch 3 Hirnblasen: vordere, mittlere und hintere Hirnblase, entstehen (Bischoff). Aus diesen 3 Blasen bilden sich weiterhin 5 Blasen, die von vorn nach hinten gerechnet sind: 1) das Vorderhirn, 2) das Zwischenhirn, 3) das Mittelhirn, 4) das Hinterhirn und 5) das Nachhirn (v. Baer). Das Vorderhirn wird zum Grosshirn mit Inbegriff der Streifenhügel, des Balkens und des Gewölbes; das Zwischenhirn zum Sehhügel und Boden des 3. Ventrikels; das Mittelhirn zu den Vierhügeln; das Hinterhirn zum Kleinhirn und das Nachhirn zum verlängerten Marke. Das primitive Gehirn, das anfänglich mit allen seinen Theilen in einer Ebene liegt, beginnt sich bald zu krümmen und hat 1) die Nackenkrümmung an dem Uebergange von Rückenmark in Medulla oblongata, 2) die Brückenkrümmung zwischen Hinterhirn und Nachhirn an der Stelle, wo die Varolsbrücke entsteht und 3) die Scheitelkrümmung zwischen Zwischenhirn und Vorderhirn. Die Ursache der Krümmungen liegt wahrscheinlich vornehmlich in dem in frühen Zeiten alle anderen Theile übertreffenden Längenwachsthume des centralen Nervensystems.

Die Nn. olfactorius und opticus mit ihren Endapparaten entstehen als gestielte Blasen aus dem Vorderhirn; ob der Gehörnerv in derselben Weise aus dem Gehirn entsteht, ist noch nicht sicher. Die Hülfs- und Schutzwerkzeuge der Sinnesorgane (z. B. der dioptrische Apparat des Auges) entstehen als Einstülpungen von der äusseren Haut her.

Knochen und Muskeln entwickeln sich in der schon oben angedeuteten Weise zu ihrer definitiven Formation.

Die Extremitäten sprossen als warzenartige, später in die Länge wachsende Fortsätze ans dem mittleren Keimblatte hervor, nehmen aber gleichzeitig Ueberzüge von der Hornplatte mit.

Der Geburtsakt.

Während das Ei sich entwickelt, wird der Uterus immer stärker ausgedehnt und seine Wandungen nehmen durch Neubildung von Muskelfasern an Dicke erheblich zu. Gegen Ende der Schwangerschaft (40 Wochen) ist die Ausdehnung des Uterus derart geworden, dass auch

der Uterushals völlig verstreicht und in der Uterushöhle aufgeht. Zugleich erfolgt jetzt die Ausstossung der reifen Frucht durch schmerzhafte, von der Bauchpresse unterstützte Kontraktionen des Uterus, die „Wehen“ genannt werden.

Die Uterinnerven verlaufen in den Sakralnerven und in einem sympathischen Zweige, der an der Aorta herunterläuft, denn Reizung des peripheren Endes dieser Nerven ruft Bewegungen des Uterus hervor. Im Lendenmark befindet sich das Centrum für die Uterusbewegungen (Goltz) und eine Abtrennung des letzteren vom Rückenmark liess den Geburtsakt ungestört vor sich gehen. Nach Reizungen auch noch anderer Marktheile, verschiedener Theile des Rückenmarkes, des verlängerten Markes, des Kleinhirns und der Brücke sind Uterusbewegungen beobachtet worden (Spiegelberg, Frankenhäuser, Körner).

Der Uterus scheint, wie der Darm, in seinem Parenchym liegende Centren zu besitzen, welche analog verschiedenen anderen Centren durch dyspnöisches Blut erregt werden (Oser und Schlesinger).

Register.

Druckfehler.

Seite 153 Zeile 13 von oben statt Amorphin lies Apomorphin.
„ 195 „ 3 „ „ muss die Formel heissen:

$$CO\left\langle\begin{matrix}NH-CO\\NH-CO\end{matrix}\right\rangle CO + 2H_2O + O = CO\left\langle\begin{matrix}NH_2\\NH_2\end{matrix}\right. + \begin{matrix}CO.OH\\|\\CO.OH\end{matrix} + CO_2.$$


LANE MEDICAL LIBRARY
To avoid fine, this book should be returned on or before the date last stamped below.



F34 Steiner, I. 50123
S82 Grundriss der Physiolo-
1883 gie des Menschen.
NAME
DATE DUE

